

LES PRINCIPAUX TYPES D'ASCOCARPES : LEUR ORGANISATION ET LEUR ÉVOLUTION

Deuxième partie :

LES DISCOCARPES

par Marius CHADEFAUD*

RÉSUMÉ. — Morphologiquement, les discocarpes sont discopodiens (sensu CORNER), lenticulaires (sensu BELLEMERE) ou parathéciens (sensu LETROUIT-GALINOU).

Du point de vue ontogénique, en utilisant les notions de gynocarpe, de carpocentre et de parathécium, après les Discopodiens, on peut distinguer les Anté-parathéciens lenticulaires (Hypodermiens et Phacidiens), les Antéparathéciens non lenticulaires, enfin les Sub-parathéciens et les Parathéciens. Parmi ces derniers se placent : les Verrucariales (périthécioïdes) et les Lécanorales (à discocarpes typiques), qui sont lichénisants, puis les Pézizéens inoperculés, enfin les Ostropiens et les Pézizéens operculés, qui sont les plus évolués.

Ces catégories ont été le résultat d'une évolution polyphylétique et complexe, encore impossible à décrire avec précision. Toutefois, d'après leurs asques, on peut reconnaître deux des ensembles polyphylétiques probables, l'un centré sur les Hypodermiens (asques à sommet ogival, sans appareil apical) et l'autre sur les Pézizéens operculés (asques en principe à bouchon ou à anneau apical, et pouvant contenir un tractus apical : Léotiens, Ostropiens, Pézizéens operculés, et peut-être Pyrénomycètes ascothéciens).

SUMMARY. — Morphologically, the discocarps are discopodian (sensu CORNER), lenticular (sensu BELLEMERE) or parathecian (sensu LETROUIT-GALINOU).

From the ontogenical point of view, and with the ideas of gynocarp, carpocentrum and parathecium, after the Discopodians may be distinguished the Lenticular Ante-paratheciens (Hypodermians and Phacidians), the Non-Lenticular Ante-paratheciens, the Sub-paratheciens and Paratheciens. Within these are : the Verrucariales (perithecioid) and Lecanorales (typically discocarpoid), which are lichenizing, the Inoperculate Pezizeans, the Ostropians and the Operculate Pezizeans, which are the most evolved.

These categories result from a polyphyletic and complex evolution, which at present is impossible to describe exactly. However, after the asci, one may define two polyphyletic

* Laboratoire de Cryptogamie, Université Paris VI, 9 Quai St.-Bernard, 75005 Paris (France).
CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE (*Cryptog., Mycol.*) TOME 3 (1982).

systems, the first centred on the Hypodermians (asci with ogival apex, without apical apparatus), the other on the Operculate Pezizeans (asci fundamentally with an apical plug or ring, and the possibility of an apical tractus : Leotians, Ostropians, Operculate Pezizeans, and perhaps Ascothecian Pyrenomyces).

I. — DONNÉES PRÉLIMINAIRES

A) STRUCTURE FONDAMENTALE ET ÉVOLUTION DES DISCOCARPES

Couramment appelés **apothécies**, les discocarpes sont les fructifications à asques des Discomycètes, lesquels forment un groupe complexe et polyphylétique. Ces fructifications sont largement ouvertes à maturité, sauf toutefois chez les Tubérales, où une évolution souterraine en a fait des «truffes» hypogées et pratiquement closes.

Classiquement, depuis BOUDIER (1907), on distingue les Discomycètes **operculés**, dont les asques s'ouvrent par le soulèvement d'un opercule apical, et les Discomycètes **inoperculés** chez lesquels ils s'ouvrent, du moins en principe, par un pore apical. Ce sont surtout ces derniers qui sont polyphylétiques.

En 1960, d'après la structure des discocarpes, nous avons distingué les «Discostromiens», dont la paroi dérive directement du gynocarpe et est stromatoïde, et les «Discopodiens», chez lesquels au contraire l'hyménium est porté par un **discopode** (terme créé par CORNER, 1930), dérivé du gynocarpe. D'autre part, dans ces deux ensembles, la structure des asques nous permettait de distinguer les divers ordres : ils sont en général du type **unitunié-annellascé**, avec un anneau apical amyloïde (mais pas toujours différencié), bien plus rarement **bituniés-nassascés** (ce qui est le cas, par exemple, du *Patellaria atrata*), ou encore **archaeascés** (*Pertusaria* et autres Lécánorales).

Dans tous les cas, les asques sont logés dans un **hyménium**, de sorte que les Discomycètes sont des **Ascohyméniaux** (cf. NANNFELDT, 1932). Dans celui-ci, ils sont mélangés à des filaments interascaux, qui peuvent être des **paraphysoïdes**, anastomosés ou non en un réseau, ou des **paraphyses**; uniquement des paraphysoïdes chez les espèces les moins évoluées; des paraphyses chez les plus évoluées; à la fois des paraphysoïdes et des paraphyses dans certains cas intermédiaires; rarement des **pseudo-paraphyses**.

Il se peut qu'aux premiers stades de l'évolution l'hyménium ainsi constitué ait été porté par le gynocarpe, extérieurement à celui-ci, comme l'est l'hyménium conidiogène des *Coryneum* sur le stroma générateur, avec ou sans **involute péric-hyménial** l'entourant (fig. 1, A). Ce stade est peut-être encore celui des Lichens du g. *Nephroma*, ou du *Pseudoscypha abietis*, décrit par REID et PYROZINSKI (1966). Mais en général l'hyménium se forme au contraire dans une cavité du gynocarpe, plus exactement du carpocentre, qui ensuite s'ouvre largement pour le mettre à nu.

Cette cavité, ou **locule à asques**, possède en principe une **péri-locule**, composée d'un **plancher** et d'un **plafond**, qu'on retrouve dans le périthèce des Pyrénomycètes sous la forme d'un ménisque sous-hyménial et d'une cloche sus-hyméniale. S'il y a des paraphysoïdes, ils relient le plafond au plancher, mais ensuite se séparent de celui-ci en se rompant. Les paraphyses naissent du plancher, soit directement, soit par l'intermédiaire d'un **sous-hyménium**, porté par celui-ci. S'il y a des pseudo-paraphyses, elles proviennent du plafond et sont donc descendantes. Mais il y a de nombreuses variantes.

De la sorte, au stade le plus jeune, le discocarpe est **angiocarpe**, son contenu étant enfermé entre la base du gynocarpe et le plancher de la locule, d'une part, et d'autre part le toit du gynocarpe et le plafond de la locule (fig. 1, B). Mais il devient ensuite **gymnocarpe** par l'ouverture ou la disparition de l'ensemble toit-plafond.

Assez généralement (mais il y a des exceptions), chez les espèces les moins évoluées, cet ensemble est plus ou moins épais et coriace, et sa déhiscence souvent tardive. Elle se fait par dislocation en lambeaux, ou par une ou plusieurs fentes (souvent disposées en étoile s'il y en a plusieurs), ou par la formation d'un orifice central, qui ensuite s'agrandit. Chez les espèces plus évoluées, l'ensemble toit-plafond est plus mince; il peut se réduire à un voile (**velum**) fugace; il disparaît en se résorbant ou par assimilation à d'autres formations du discocarpe, par exemple au parathécium.

D'autre part, chez les espèces évoluées, l'hyménium s'entoure en général d'un **anneau ou manchon parathécioïde**, dont l'involucre péri-hyménial des formes primitives a pu être une préfiguration (?). Cet anneau peut naître des bords du sous-hyménium, mais cela n'est pas toujours très clair, et il se développe principalement vers le bas (direction basipète). Il peut être complété, ou remplacé, par un **parathécium** qui, en principe, naît de son bord supérieur, se développe vers le haut (direction acropète) et à maturité s'étale plus ou moins, à la façon des bords d'un bol ou d'une soucoupe. Manchon parathécioïde et parathécium peuvent être garnis, sur leur face interne, d'un **hyménium secondaire** (hyménium parathécial) qui s'ajoute aux bords de l'**hyménium primaire** (carpocentral), et sur leur face externe d'un **amphithécium**.

— Intérieurement, l'appareil parathécial entoure la **médulle** du discocarpe, dérivée du carpocentre mais plus ou moins accrue d'éléments d'origine parathéciale. Enfin, le discocarpe peut être porté par un **stipe**, développé en hauteur (fig. 1, C).

— Naturellement, il y a de nombreuses variantes. En les utilisant, on peut concevoir que l'évolution des discocarpes a comporté les stades suivants (fig. 2) :

- **Stade discopodien** : discocarpe développé en hauteur, de façon à constituer un discopode (cf. CORNER, 1930), dont le sommet renflé en tête porte l'hyménium : g. *Geoglossum* et al., *Baeomyces* et al., *Cladonia*, etc.

- **Stade anté-parathécien lenticulaire** : discocarpe développé en diamètre par sa marge, de façon à prendre la forme d'une lentille, contenant une ou

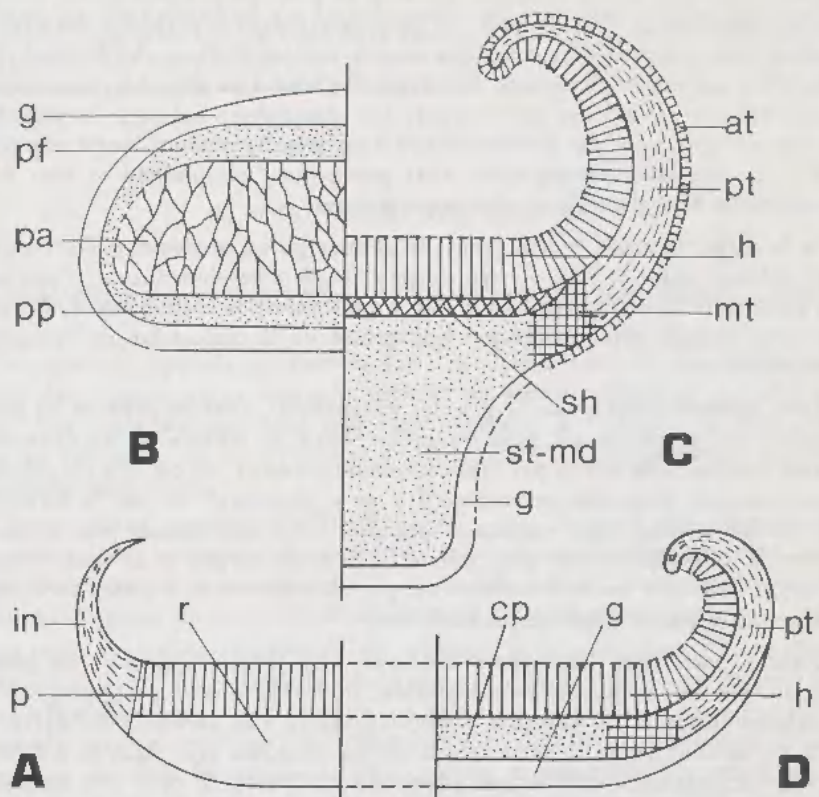


Fig. 1. — Schémas : A, pachy-acervule du *Coryneum kunzei*; B et C, discocarpe (= apothécie) du type parathécien; D, comparaison du discocarpe au pachy-acervule. Pour le pachy-acervule : r, réceptacle; in, involucre; p, palissade hyménioïde, contenant les filaments conidiogènes. Pour le discocarpe : g, gynocarpe; pf et pp, plafond et plancher de la périlocule; pa, paraphysoïdes; st-md, stipe et médulle du carpocentre cp; sh, sous-hyménium; h, hyménium (paraphyses); mt, manchon parathécioïde; pt, parathécium; at, amphithécium.

plusieurs locules à asques.

- a) lenticulaires **Hypodermiens** (= les Hypodermales);
- b) lenticulaires **Phacidiens** (= les Phacidiales *l. s.*).

- Stades anté-parathéciens non lenticulaires

- a) Lichens des g. *Opegrapha*, *Graphis* et al.;
- b) Lichens du g. *Pertusaria* et al.;
- c) Non lichénisants : g. *Heterosphaeria*, *Bulgaria*, *Durella* (déjà sub-parathécien), etc.

- Stades sub-parathéciens et parathéciens ayant un manchon parathécioïde

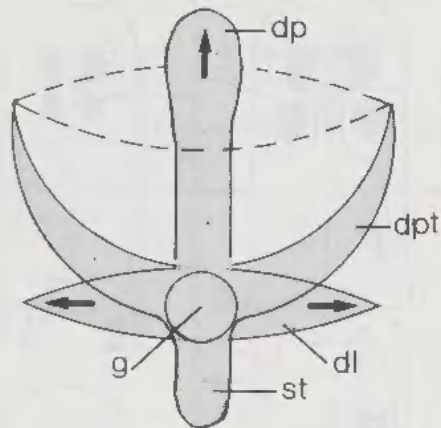


Fig. 2. — Types fondamentaux de discocarpes (schémas) : g, gynocarpe; dp, discocarpe discopodien; dl, discocarpe lenticulaire; dpt, discocarpe parathécien; st, stipe.

bien développé, complété ou non par un parathécium. D'après les types d'asques :

- a) Lichens **archaeascés** ou **bituniqués-nassascés** : **Verrucariales** (périthécioïdes) et **Lécanorales** (à discocarpes typiques);
- b) Non lichénisants **unituniqués-annellascés**, à anneaux amyloïdes (parfois nuls) et asques sans tractus apical : **Pézizéens inoperculés**;
- c) Non lichénisants **unituniqués** à bouchon apical et tractus apical : **Ostropiens** (+ peut-être Lichens du g. *Thelotrema*);
- d) Non lichénisants **unituniqués** à tractus apical et operculés : **Pézizéens operculés** (près des Ostropiens et des Pézizéens operculés pouvant se situer les **Pyrénomycètes ascothéciens**, qui peuvent aussi avoir un tractus apical, mais qui ont des anneaux amyloïdes ou chitinoïdes - cf. fig. 19).

B) LES ASQUES DES DISCOMYCETES

Dans ces divers groupes, on trouve des asques de types divers, pour lesquels on peut admettre comme possible l'évolution schématique suivante (voir fig. 3) (voir CHADEFAUD, 1942, 1960, 1973) :

- 1 - ancestralement, pas d'appareil apical distinct. Asques à sommet ogival (fig. A : *Cudonia* et al., Hypodermien) ou plus ou moins arrondi;
- 2 - ensuite, type **archaeascé** primitif, avec sommet plus ou moins arrondi contenant un dôme apical et un petit pendentif en forme de tore (fig. B : *Baeomyces*, *Sarcoscypha* et al.);
- 3 - type à pendentif hypertrophié, transformé en un gros bouchon apical (fig. C : Ostropiens et al.);

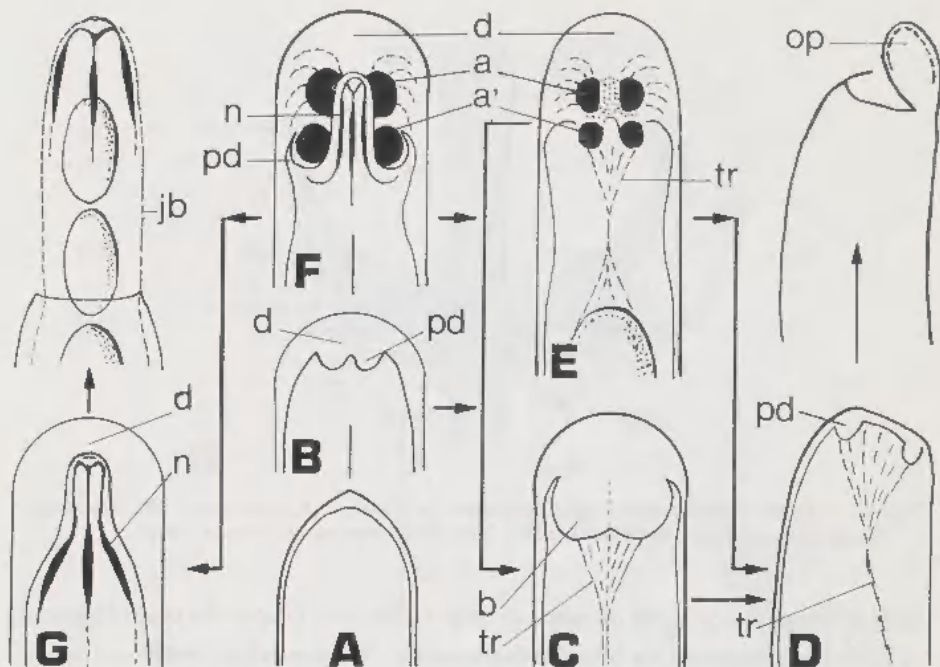


Fig. 3. — Évolution possible des asques (schémas) : A, type archaéscé sans appareil apical et à sommet ogival (*Cudonia*, Hypodermales); B, type à dôme apical (d) et pendentif encore peu développé (pd) (*Baeomyces*, *Leotia*, etc.); C, type à pendentif hypertrophié, formant un bouchon apical (b) avec tractus apical (tr) (Ostropiens); D, type operculé, à pendentif (pd) en forme d'anneau mince, entourant la face interne de l'opercule (op); tr : tractus (Operculés, sauf *Sarcoscypha* et al., dont le pendentif est encore du type B); E, type à anneaux apicaux (a et a') sans nasse; tr : tractus; F, type à anneaux apicaux (a et a') et à nasse apicale (n) (cf. *Pertusaria*, mais ceux-ci n'ont ni le pendentif (pd), ni l'anneau (a') du type; G, type bituniqué-nassascé, avec une nasse (n), mais sans pendentif ni anneau, et à «Jack-in-box» (jb); d : dôme apical (d'autres schémas sont possibles : voir le texte).

4 - type à pendentif au contraire réduit à un mince anneau largement ouvert (fig. D : Méta-parathéciens operculés, sauf les *Sarcoscypha* et al.); le pendentif en anneau encercle intérieurement l'opercule;

5 - types à pendentif et dôme contenant des anneaux apicaux amyloïdes (fig. E : Méta-parathéciens inoperculés);

6 - idem, mais en plus une nasse apicale (fig. F; cf. les *Pertusaria*). Ce type est bituniqué (exo- et endoascus séparés à maturité, au moins au sommet) avec exoascus plus ou moins nettement bivalve (déhiscence par séparation des valves). Chez les *Pertusaria*, il ne comporte pas de pendentif : n'existe donc que l'anneau du dôme apical, ce qui, avec la nasse, conduit au type bituniqué-nassascé, qui suit, mais qui n'a pas d'anneaux du tout. D'autre part, ayant à la fois anneau

ERRATUM

A la suite d'une erreur d'impression, la page 55 manquait dans le fascicule précédent (Tome 3, fascicule 1).

MOISSISSURES DES FARINES DE COTON

55

- MAYNE R.Y., 1956 — Lipolytic microorganisms associated with pruned and deteriorated cottonseed. *Appl. Microbiol.* 4 : 263-269.
- MOREAU C., 1970 — Les moisissures des farines panifiables. *Ann. Nutr. Alim.* 24 : 117-127.
- MOREAU C., 1973 — *L'Absidia corymbifera* (Cohn) Sacc. et Trott., cause possible d'accidents chez des poules pondeuses. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 89 : 73-78.
- MOREAU C., 1974 — Moisissures toxiques dans l'alimentation. 2e éd. Masson édit. 471 p.
- MOREAU C., 1976 — Variation de la pollution fongique des arachides et de leurs tourteaux de la récolte à la consommation. *Rev. de Mycol.* 40 : 97-115.
- MOREAU C., 1982 — Les mycotoxines neurotropes de *Aspergillus fumigatus* (sous presse).
- MOREAU C., MOREAU M. et PELHATE J., 1964 — Choix de milieux de culture sélectifs pour l'analyse des mycoflores osmophiles. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 80 : 234-246.
- MORQUER R., REDON P. et ROQUEBERT-HUBERT M.F., 1971 — Action de quelques champignons toxiques des fourrages sur le métabolisme des animaux. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 87 : 101-120.
- RUSSEL T.E., VON BRETZEL P. et EASLEY J., 1981 — Harvesting method effects on aflatoxin levels in Arizona cottonseed. *Phytopathology* 71 : 359-362.
- SEKUL A.A., DOLLEAR F.G. et CODIFER L.P., 1977 — Occurrence of aflatoxin B2A in cottonseed meal. *J. Agric. Food Chem.* 25 : 1314-1316.
- SIMPSON M.E., MARSH P.B., MEROLA G.V., FERRETI R.J. et FILSINGER E.C., 1973 — Fungi that infect cottonseeds before harvest. *Appl. Microbiol.* 26 : 608-613.
- VELASCO J., WHITAKER T.B. et WHITTEN M.E., 1975 — Sampling cottonseed lots for aflatoxin contamination. *J. Amer. Oil Chem. Soc.* 52 : 191-195.

et nasse, il est archaéascé (voir plus loin) et le caractère bivalve de l'exoascus semble être un caractère primitif (voir plus loin);

7 - une nasse apicale, sans anneau; structure bituniquée et déhiscence par «jack-in-box» (fig. G : quelques Discomycètes parathéciens, surtout parmi les Discolichens). Ce type est celui des Pyrénomycètes bituniqués-nassascés (= Dothidéens) et on vient de voir qu'il pourrait être dérivé de celui des *Pertusaria*, qui toutefois ont (encore) un anneau.

Les types A, B, C, D et E sont unituniqués; les types F et G au contraire bituniqués. D'autre part, aussi bien parmi les unituniqués (*Baeomyces*) que parmi les bituniqués (*Pertusaria*) existent des espèces à exoascus bivalve, ce qui peut être, dans l'un et l'autre groupe, un caractère primitif, disparu chez les espèces plus évoluées.

La nasse apicale des Nassascés (pas toujours distincte) paraît se différencier dans le plasmalemme du sommet de l'épipleme. Elle est formée de baguettes longitudinales, anastomosées au sommet et amincies et ramifiées vers le bas, où leurs rameaux s'anastomosent eux aussi. En électronique, il semble qu'en réalité chacun corresponde à un sillon du plasmalemme.

Dans les types sans nasse B, C, D et E, on trouve chez diverses espèces un tractus apical, qui lui aussi dépend du plasmalemme (cf. fig. 19).

Il semble que la nasse et le tractus puissent l'un et l'autre caractériser un groupe phylétique. Pour le tractus, ce groupe comprendrait des espèces des types B (*Leotia*), C (Ostropiens), D (Operculés) et E (Unituniqués annellascés), ainsi que des Pyrénomycètes ascothéciens (sauf les Nectriales?) (cf. fig. 23).

Enfin, on pourrait imaginer une évolution différente de celle que schématise la fig. 3, dans lequel le type F des *Pertusaria*, à la fois bivalve, bituniqué, nassascé et annellascé, conduirait d'une part aux Bituniqués-Nassascés (type G), par perte de l'anneau et du caractère bivalve, et d'autre part au type E, par perte de la nasse, également du caractère bivalve et par acquisition d'un pendentif avec tractus apical. Ensuite, les autres types dériveraient de E (cf. CHADEFAUD, LETROUIT-GALINOU et FAVRE, 1963).

Quoi qu'il en soit, on verra plus loin qu'on peut trouver associés à chacun des types de discopodes, des asques de plusieurs types. Il y a par exemple des Parathéciens, les uns bituniqués-nassascés, peu nombreux (*Patellaria*, etc..), les autres au contraire unituniqués. Cela peut témoigner, soit d'un certain polyphylétisme dans chaque type, soit d'une évolution particulière des asques dans chacun d'eux.

Quant aux asques des Discolichens, ils apparaissent appartenir aux types «archaéascés», c'est-à-dire avoir évolué de diverses façons, mais en ne réalisant que sous une forme imparfaite les types décrits plus haut. Cela peut indiquer un certain archaïsme des Champignons de ces Lichens (cf. CHADEFAUD, LETROUIT-GALINOU et JANEX-FAVRE, 1967).

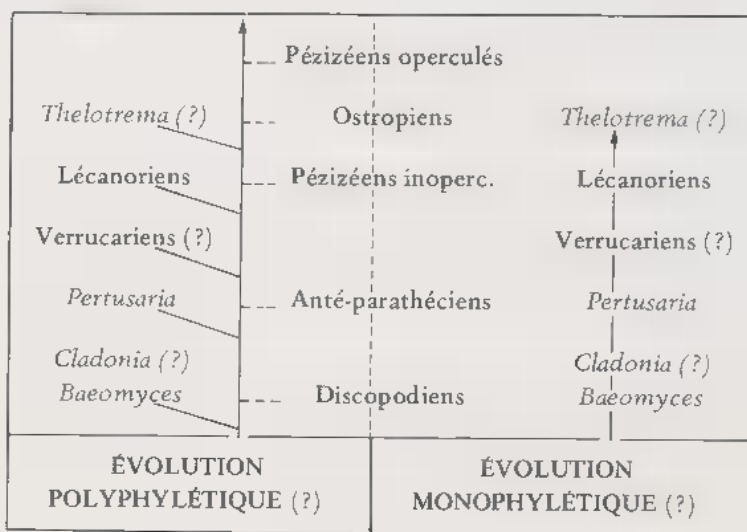
C) LE CAS DES LICHENS

Dans ce qui suit, ils ne seront pas traités séparément des espèces non lichénisantes. On peut en effet les rattacher aux divers groupes non lichénisants, ou du moins les en rapprocher. Ainsi :

- au type discopodien se rattachent les *Baeomyces*, les *Cladonia* et leurs al.;
- des anté-parathéciens paraissent proches les Discolichens Opégraphiens : *Opographa* et *Roccella* et Graphidiens : *Graphis* et al.;
- aux parathéciens appartiennent les Discolichens Lécatoriens (Lécatorales et al.), dont on peut rapprocher les Verrucariens (*Verrucaria* et al.) généralement rangés parmi les Pyrénolichens;
- il est possible que les Lichens du g. *Thelotrema* soient assez proches des anté-parathéciens Ostropiens (*Ostropales*).

Ces correspondances peuvent être interprétées selon deux hypothèses, savoir :

1. Une hypothèse **monophylétique** : les Champignons de tous les Lichens seraient dérivés d'une souche unique, probablement très proche de celle des Ascomycètes non lichénisants (CHADEFAUD, LETROUIT-GALINOU et JANEX-FAVRE, 1967). S'il en est ainsi, la méga-mutation qui a provoqué la lichénisation se serait produite à ce niveau encore très peu évolué, et une seule fois, mais on doit remarquer qu'elle n'a pas eu lieu plusieurs fois, puisqu'elle a frappé non seulement des Ascomycètes, mais aussi quelques Basidiomycètes (tels que les *Cora*). Si, dans le domaine des Ascomycètes, elle s'est produite une seule fois, les espèces lichénisantes qui en ont résulté ont ensuite évolué parallèlement aux non lichénisantes;



Disco-Lichens: évolution poly- ou monophylétique

2. Une hypothèse **polyphylétique**, selon laquelle cette méga-mutation s'est au contraire produite plusieurs fois, et pour chaque groupe lichénisant à partir du groupe non lichénisant auquel il est apparenté (cf. tableau).

On pourrait aussi supposer qu'à partir de la souche des Ascomycètes ont évolué séparément, d'une part divers phylums non lichénisants, et d'autre part, d'une façon analogue, donc parallèlement, les divers phylums lichénisants.

Quoi qu'il en soit, on retrouve chez les Discolichens les mêmes types de discocarpes que chez les Discomycètes non lichénisants, ou des types analogues.

II. — LES DISCOCARPES DISCOPODIENS

Par le jeu d'une croissance principalement en hauteur, ces discocarpes sont des discopodes (cf. CORNER, 1930), composés d'un stipe, parfois très court, et d'une tête plus ou moins renflée, globuleuse ou en massue, le tout enveloppé par un velum gynocarpique, généralement très mince et fugace, parfois nul (fig. 4, 5 et 6).

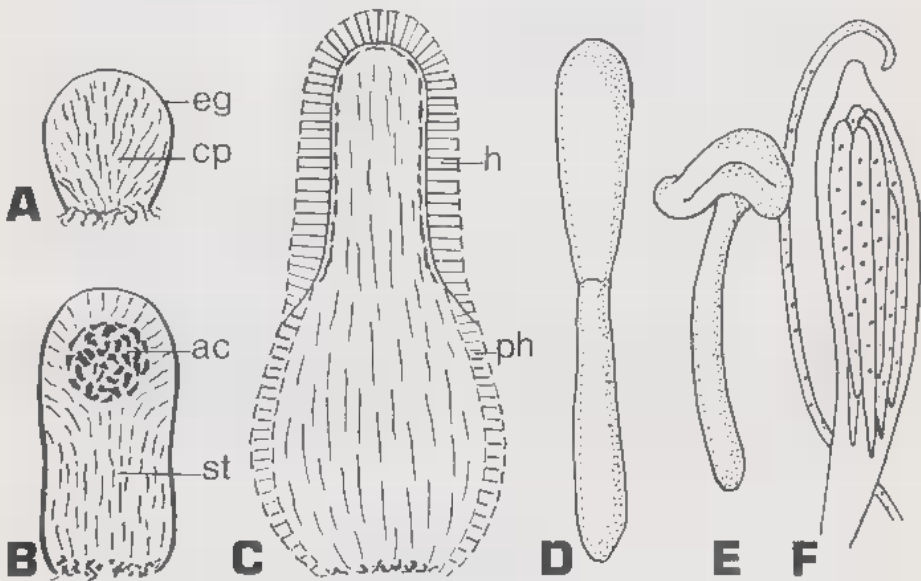


Fig. 4. — Géoglossales : le *Microglossum viride* (d'après CORNER) et les *Cudonia*. A. Ébauche du discocarpe du *Microglossum viride* : enveloppe gynocarpique eg (velum) et carpocentre cp ; B. Ébauche plus âgée : st, stipe ; ac, appareil ascogonial ; C. Stade encore plus âgé : ph, péri-hyménium ; h, hyménium ; D. Discocarpe adulte, avec stipe et tête hyménifère ; E. *Cudonia confusa* adulte ; F. Asque et paraphyse de *Cudonia circinans* (original).

La tête porte l'hyménium, composé d'asques et de paraphyses, et souvent entouré d'un péri-hyménium qui, formé de filaments différents, est sans doute comparable d'une part à l'involucre péri-hyménial des *Coryneum* et du disco-carpe primitif hypothétique (fig. 1, A), d'autre part peut-être aussi au manchon parathécioïde des *Discomycètes* évolués.

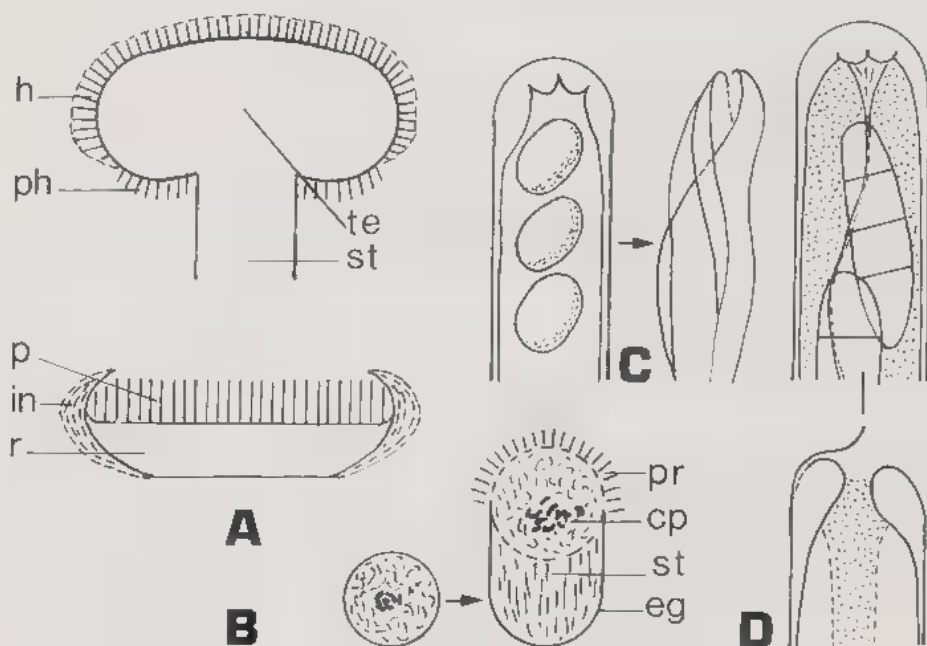


Fig. 5. — *Baeomyces* et *Leotia*. A. Discopode adulte d'un *Baeomyces*, comparé au pachyacervule des *Coryneum*. r, réceptacle du *Coryneum*; st, stipe; te, tête du *Baeomyces*; in, involucre du *Coryneum*; ph, périhyménium du *Baeomyces*; p, palissade hyménoïde du *Coryneum* et h, hyménium du *Baeomyces*. B. Discopodes très jeunes du *Baeomyces roseus*; eg, enveloppe gynocarpique; cp, carpocentre; st, stipe; pr, pro-paraphyses. C. Asque d'un *Baeomyces*, avec ébauche de pendentif, exoascus et déhiscence bivalves (cf. fig. 3, B). D. Asque du *Leotia lubrica*, avec pendentif, tractus apical et déhiscence semi-operculée.

Toutefois, l'homologie avec un tel manchon n'est pas certaine, et cela confère aux Discopodiens un caractère archaïque, qui se retrouve à propos des asques. Ceux-ci sont de divers types, ce qui indique que les Discopodiens, ou bien sont polyphylétiques, ou bien ont été diversifiés par le jeu d'une évolution secondaire interne.

Ainsi (cf. fig. 3) : les *Cudonia* sont des archaeascés (A), les *Baeomyces* des archaeascés (B), avec en outre un exoascus et une déhiscence bivalves, ce qui est

un caractère archaïque, mais les *Nephroma* sont bituniqués-nassascés (G), les *Cladonia* ont un bouchon apical dans lequel se différencie un anneau amyloïde, et les *Leotia* à la fois un bouchon (sans anneau), un tractus et une déhiscence sub-operculée qui indique un stade avancé de l'évolution (fig. 5, D).

Les discocarpes discopodiens caractérisent les Géoglossales et les Léotiales, non lichénisantes, et les Lichens discopodiens des g. *Baeomyces*, *Cladonia* et al. On doit peut-être en rapprocher les *Nephroma*, dont les ascocarpes semblent être d'un type très archaïque (cf. fig. 4 et 5).

A. Géoglossales (fig. 4) : g. *Geoglossum*, *Microglossum*, *Spathularia*, *Mitrula*, *Cudonia*, etc. Tête le plus souvent en massue; péri-hyménium sur le haut ou la totalité du stipe, ou nul; velum fugace ou nul; évolution des asques depuis le type A (*Cudonia*, v. fig. 3, A) jusqu'au type E (*Microglossum lutescens* : CHADEFAUD, 1960). Le péri-hyménium confère au stipe une structure cladomoïde, c'est-à-dire analogue à celle des cladomes multi-axiaux des Algues (cf. CHADEFAUD, 1960 et 1975) : un faisceau de filaments axiaux (= le stipe) revêtu de pleuridies (= les éléments du péri-hyménium; fig. 4, C).

B. *Baeomyces* et al. (fig. 5). Lichens; discopodes beaucoup plus petits que ceux des Géoglossales (quelques millimètres). Tête aplatie, sur laquelle la formation de l'hyménium est précédée par le développement de pro-paraphyses (fugaces). Sous les bords de la tête, autour du stipe, péri-hyménium, composé de filaments distincts des paraphyses. Stipe nu, sans revêtement; il est très court et demeure enterré chez les *Icmadophila*. S'il n'existait pas, le discopode aurait à peu près l'organisation du discocarpe (hypothétique) primitif, donc du pachy-acervule des *Coryneum* (fig. 5, A) (cf. LETROUIT-GALINOU, 1966).

Asques du type archéascé (fig. 3, B) à exoascus et déhiscence bivalves (caractère archaïque; fig. 5, C). Selon LE GAL (1946) ceux du *Baeomyces roseus* sont semi-operculés, comme ceux des *Leotia*, et les discopodes de cette espèce seraient ceux du *Leotia batailleana*.

C. *Cladonia* et *Cladina* (fig. 6). Lichens à discopodes, plus grands que ceux des *Baeomyces*, composés d'un podétion parfois simple, plus souvent ramifié, avec une tête fertile sur chacune de ses extrémités. Têtes analogues à celle des *Baeomyces*, avec également un péri-hyménium sous leur bord. Podétion constitué par un stipe, simple ou ramifié, dont la structure est cladomoïde, comme chez les Géoglossales, avec axe formé de filaments axiaux et revêtement pleuridien, mais l'axe se creuse d'une cavité axiale (chez les *Cladonia*, non les *Cladina*); il est séparé du revêtement par une couche chondroïde, et ce revêtement est compact, du fait de la coalescence de ses composants (cf. LETROUIT-GALINOU, 1966).

Le podétion se développe, sur le thalle, à partir d'un pinceau d'hyphes (fig. 6, B). Les asques, plus évolués que ceux des *Baeomyces*, ont à la fois un bouchon apical et un anneau amyloïde, celui-ci différencié dans le bouchon (id., C). Leur déhiscence est apicale, plus ou moins sub-operculée, avec extension d'un tube, développé à partir du bouchon (id., D).

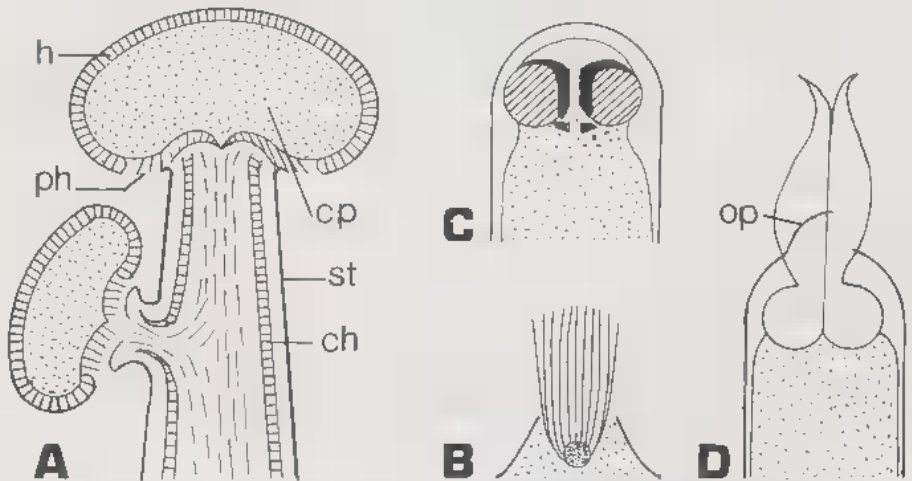


Fig. 6. — *Cladonia*. A. Sommet ramifié d'un podétion, avec son stipe (st) contenant une couche chondroïde (ch) et deux discocarpes (apothécies), chacun avec son carpocentre (cp), son hyménium (h) et son péri-hyménium (ph). B. Première ébauche d'un podétion, formée d'un pinceau d'hyphes. C. Sommet d'un asque, avec son appareil apical, comportant un bouchon apical, dans lequel est différencié un anneau amyloïde (en noir). D. Déhiscence d'un asque, avec soulèvement d'un opercule (op) et extrusion d'un tube.

Ces Lichens ont été souvent rapprochés des Lécánorales du g. *Lecidea*, d'après l'aspect des têtes fertiles, mais celles-ci ne sont pas des discocarpes parathéciens, comparables à ceux des *Lecidea* : elles sont réduites à un sous-hyménium, portant l'hyménium; il n'y a ni plafond périloculaire, ni paraphysoïdes, ni véritable appareil parathécial. D'autre part, on notera qu'ils possèdent à la fois, sur leur stipe (= podétion) le revêtement des Géoglossales, et sous les bords de leur tête le péri-hyménium des *Baeomyces*, de sorte qu'on ne peut sans doute pas homologuer ce revêtement à ce péri-hyménium. Enfin, si leurs asques sont parfois sub-operculés, cela les rapproche des *Leotia*.

D. *Leotia* (fig. 5, D). Discopodes, un peu plus grands que ceux des *Baeomyces*, mais semblablement constitués. Ils rappellent aussi ceux de certaines Géoglossales, par ex. les *Cudonia* (fig. 4, E), mais ils ont des asques bien plus évolués : unituniqués à bouchon apical, avec tractus apical et déhiscence sub-operculée (CHADEFAUD, 1944), celle-ci déjà parfois observable chez les *Cladonia*. Leurs asques annoncent donc ceux des Discomycètes les plus évolués : Ostropiens et Pézizéens operculés. Les *Leotia* pourraient donc peut-être être situés près de la base du phylum qui a conduit à ceux-ci.

Sont aussi des Discopodiens les *Vibrissea* et *Roesleria*, non lichénisants, et les *Calicium*, lichénisants.

III. - LES DISCOCARPES ANTÉ-PARATHÉCIENS LENTICULAIRES :

Phacidiens et Hypodermiens + Opégraphiens

Du fait d'une croissance essentiellement en largeur, et assurée par une zone de croissance marginale, ces discocarpes ont en principe une forme lenticulaire* (BELLEMERE, 1968, et cf. fig. 2). Plus complexes que ceux du type discopodien, ils sont cependant encore assez directement comparables aux pachy-acervules des *Coryneum*, et donc encore archaïques, ce que confirme d'ailleurs le caractère de leurs asques, du moins dans le type hypodermien.

Typiquement, un discocarpe lenticulaire comprend (fig. 7, A) et cf. BELLEMERE, *l. cit.*) : 1. un gynocarpe lenticulaire, généralement épais et stromatoïde, s'accroissant en diamètre par sa marge; 2. dans ce gynocarpe, un carpocentre qui lui aussi s'accroît en diamètre par sa marge, en même temps que le gynocarpe, et aux dépens de celui-ci; 3. dans ce carpocentre, une locule à asques aplatie, comprise entre le plancher et le plafond d'une périlocule. Cette locule est d'abord remplie de paraphysoïdes, anastomosés en un réseau; ensuite le plancher, ou une couche paraphysogène portée par celui-ci, engendre une palissade de paraphyses, qui s'ajoutent aux paraphysoïdes ou les remplacent. Elles forment l'hyménium, dans lequel se développent les asques, produits par l'appareil ascogonial, inclus dans le plancher ou le sous-hyménium.

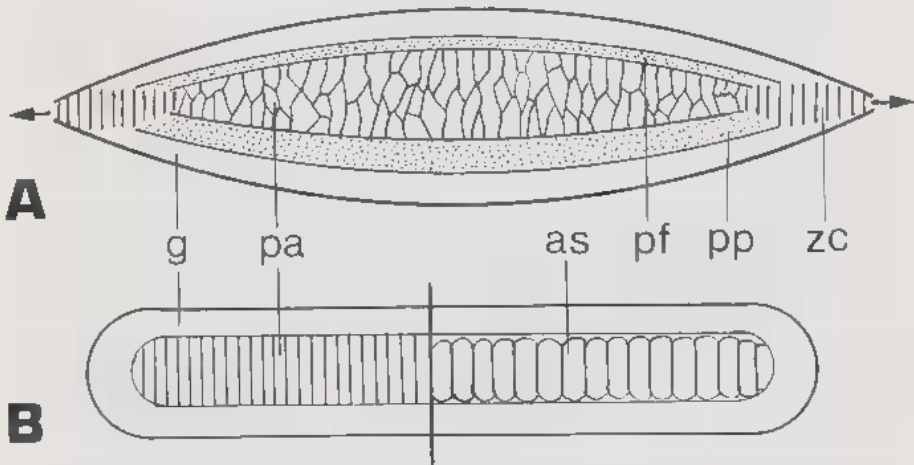


Fig. 7. - Anté-parathéciens lenticulaires: schémas (A) et comparaison avec les *Dothiora* (B).
g, gynocarpe avec son cortex; pf et pp, plafond et plancher de la périlocule (= de la partie externe du carpocentre); pa, paraphysoïdes, dans la locule du carpocentre; zc, zone de croissance en diamètre; as, asques.

* terme à ne pas confondre avec celui de «lenticulés», qui concerne certains des Discomycètes Parathéciens.

Comme le gynocarpe et le carpocentre, la locule s'accroît en diamètre par sa marge. En raison de sa croissance marginale, les parties les plus anciennes de l'hyménium sont au centre. A maturité, le tectum gynocarpique et le plafond du carpocentre s'ouvrent largement, ce qui met l'hyménium à nu.

Le gynocarpe forme le «conceptacle» du discocarpe (BELLEMERE, 1968). Comme il est stromatoïde, on le qualifie généralement de «stroma», les discocarpes sont dits «endostromiens». D'autre part, l'ensemble du carpocentre et de l'hyménium rappelle la structure des *Dothiora* (fig. 7, B), qui elle-même rappelle celle des *Coryneum* (fig. 1, A).

D'après les asques, on doit distinguer les Lenticulaires Hypodermiens et les Lenticulaires Phacidiens, après lesquels nous étudierons les Lichens Opégraphiens, qui n'ont pas atteint un niveau plus élevé de l'évolution.

A) LENTICULAIRES HYPODERMIENS

Ce sont les Hypodermales : g. *Rhytisma*, *Colpoma* (= *Clithris*), *Hypoderma*, *Lophium*, *Coccomyces*, etc. caractérisés par des asques du type archaïque A (fig. 3) à sommet ogival, pointu, souvent mucroné, dépourvu d'appareil apical distinct, et des ascospores allongées, fusiformes ou filamenteuses (fig. 8, A).

a) Les *Rhytisma* (fig. 8, B) sont probablement les moins évolués. Chez le *R. acerinum*, des feuilles des Érables, bien étudié par JONES (1925), puis BELLEMERE (1968) et RODRIGO-ALVERO (1963, *in lit.*), le gynocarpe stromatoïde est sous-cuticulaire, noir, rond et très plat; il atteint un ou deux centimètres; il porte d'abord des acervules sous-cuticulaires, générateurs de micro-conidies (= spermaties?); ensuite, il s'épaissit et il s'y forme des carpocentres, disposés en un cycle et allongés radialement (ils sont au contraire disposés irrégulièrement chez le *R. salicinum*).

Selon JONES (1925) chaque carpocentre est porté par une palissade (fig. 9, A), que nous croyons comparable à la palissade gynocarpique des Pyrénomycètes les moins évolués (*Dothiora*, etc. fig. 9, B), mais qui ensuite disparaît. Sur cette palissade, il se compose d'un réseau paraphysoïde, compris entre le plancher et le plafond d'une formation périloculaire (peu nette) auxquels il est fixé. Ensuite, selon RODRIGO-ALVERO, ce réseau donne directement les filaments interascaux, qui sont donc des paraphysoïdes, mais selon JONES puis BELLEMERE, il s'y ajoute des paraphyses vraies, qui le remplacent. De chaque carpocentre dérive ainsi une loge à asques garnie d'un hyménium, autour duquel, selon BELLEMERE, se différencie un rudiment d'appareil paraphysoïde, qui nous semble plutôt comparable à la zone périlhyméniale des *Baeomyces* et des Géoglossiens. Du plafond de cette loge pendent de très courts «filaments descendants» qui sont peut-être des pseudo-paraphyses, peut-être plutôt des vestiges de la partie sommitale du réseau paraphysoïde (fig. 8, B). A maturité chaque loge s'ouvre par une fente, qui ensuite s'élargit.

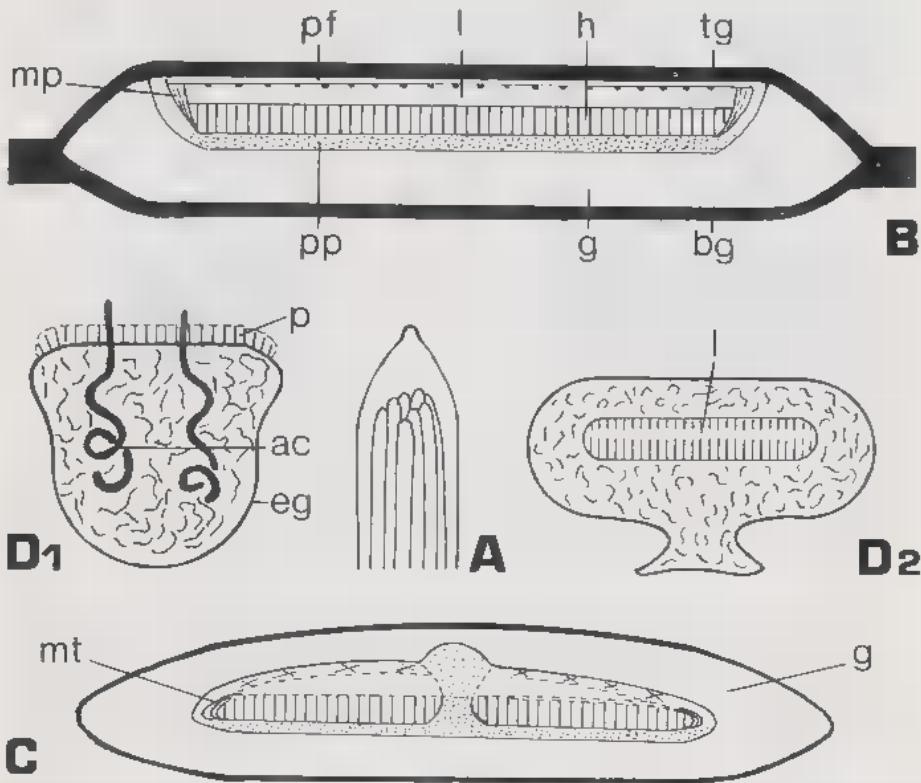


Fig. 8. — Anté-parathéciens lenticulaires Hypodermiens. A. asque (cf. fig. 3, A). B. *Rhytisma acerinum* : secteur du gynocarpe avec carpocentre; g, gynocarpe (avec son cortex, en noir), son tectum (tg) et sa base (bg), celle-ci d'abord palissadique; pf et pp, plafond et plancher de la périlocule (plafond peu net; plancher = palissade gynocarpique fugace); l, locule, avec hyménium (h); mp, ébauche d'un manchon parathécial (ou involucre péri-hyménial?). C. *Colpoma* (= *Clithris*). Au centre de la locule, pilier (fugace) formé en partie par le plancher et en partie par le plafond de la périlocule. g, gynocarpe; mt, manchon parathécioïde. D1 et D2. *Cocomyces hiemalis* (selon HIGGINS) : stades jeune et adulte. p, palissade conidiogène; ac, ascogones; l, locule (encore non déhiscente); eg, enveloppe gynocarpique.

L'existence d'une palissade, même transitoire, sous le carpocentre, indique que le gynocarpe a dû être ancestralement palissadique, comme celui des *Dothiora*, et de nombreux Pyrénomycètes, et qu'il a dû perdre la structure palissadique, sauf sous le carpocentre, au cours de son évolution (fig. 9). Si cela est exact, ce serait une preuve de l'archaïsme des *Rhytisma*, et sans doute de l'ensemble des Hypodermiens.

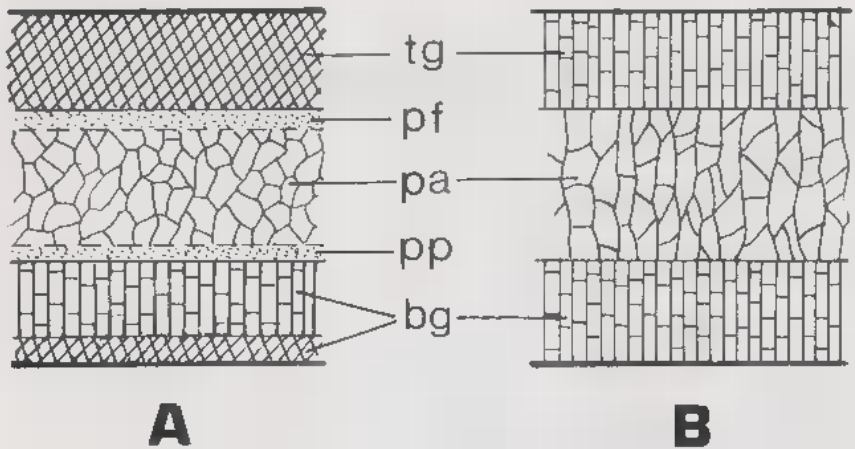


Fig. 9. — Anté-parathéciens lenticulaires (suite) : comparaison des *Rhytisma* (A) avec les *Dothiora* (B). Pour ceux-ci, voir fig. 7. tg et bg, tectum et base du gynocarpe; pf et pp, plafond et plancher périloculaires; pa, paraphysoïdes dans la locule du carpocentre.

b) Les autres **Hypodermales** ont évolué à peu près comme les Pyrénomycètes du type astérinien, de sorte que leurs gynocarpes ne contiennent qu'un seul carpocentre. Ils sont encore ronds chez les *Coccomyces*, au contraire allongés (comme chaque secteur de celui du *Rhytisma acerinum*) chez les *Colpoma*, *Hypoderma* et *Lophodermium*.

Chez le *Colpoma juniperi* (fig. 8, C), selon BELLEMERE, des paraphyses vraies se substituent au réseau paraphysoïde, et on retrouve un rudiment parathécioïde (= périlhémium?). Chez le *Coccomyces hiemalis*, selon HIGGINS (1920), le gynocarpe se développe davantage en épaisseur qu'en diamètre et sa face supérieure porte d'abord une couche d'hyphes conidiogènes, à microconidies (spermaties) que traversent les trichogynes des ascogones contenus dans le carpocentre (fig. 8, D1 et D2).

B) LENTICULAIRES PHACIDIENS

Par leurs asques, les Hypodermiens paraissent très archaïques, mais appartiennent à un rameau latéral précoce du tronc évolutif des Discomycètes. Plus typiquement unitunikés-annellascés, les Non-Hypodermiens ou Phacidiens sont sans doute plus proches de ce tronc, à sa base. Très divers, ils sont aussi peu évolués que les Hypodermiens, peut-être même moins. Tous sont « discostromiens ». Parmi eux, selon BELLEMERE (fig. 10) :

- chez le *Phacidium* (*Phacidiostroma*) *multivalve*, les parties tectale et basale de l'enveloppe gynocarpique sont très épaisses, et formées de couches distinctes; le plancher et le plafond de la périlocule sont bien distincts; entre eux, le carpocentre est paraphysoïde, et il ne se développe pas de paraphyses; il n'y a pas non plus de formation «parathécioïde» (fig. 10, A);

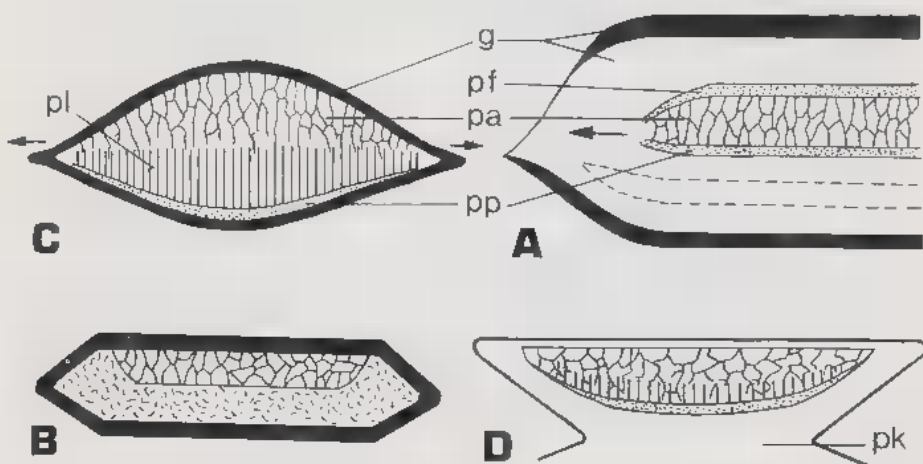


Fig. 10. — Anté-parathéciaux lenticulaires Phacidiums. A. *Phacidium* (*Phacidiostroma*) *multivalve*. g, gynocarpe et son cortex (en noir); pf et pp, plafond et plancher périloculaires; pa, paraphysoïdes; B. *Coccophacidium* (*Therrya*) *fückelii*; C. *Propolis faginea* : pl, paraphyses; D. *Nemacyclus niveus* : pk, podium. (Schémas d'après BELLE-MÈRE).

- chez le *Coccophacidium* (*Therrya*) *fückelii*, l'enveloppe gynocarpique est moins épaisse; sa partie tectale est réduite à son cortex; là encore, il y a seulement des paraphysoïdes, et pas de formation «parathécioïde» (fig. 10, B);

- chez le *Propolis faginea*, dont l'enveloppe gynocarpique est encore plus réduite, il y a au contraire des paraphyses, développées entre les paraphysoïdes, mais toujours pas de formation «parathécioïde» (fig. 10, C);

- chez le *Nemacyclus niveus*, enfin, il y a à la fois des paraphyses, s'ajoutant aux paraphysoïdes sans les faire disparaître, et un rudiment de manchon «parathécioïde». De plus, à partir de la partie basale de l'enveloppe gynocarpique se développe un volumineux «podium» (fig. 10, D).

C) LICHENS OPEGRAPIENS (= OPEGRAPHALES) :

G. OPEGRAPHA ET ROCCELLA.

Les discocarpes de ces Lichens n'ont pas atteint un stade de l'évolution plus élevé que celui des Lenticulaires; ils sont même plus simples, car ils n'ont pas, ou n'ont plus, la croissance en diamètre caractéristique de ceux-ci. D'autre part, leurs asques ont évolué vers les types à nasse apicale F et G de la fig. 3.: F avec nasse et anneau apical, celui-ci étant l'anneau du dôme (fig. 11, C; *Roccella*); G sans anneau, donc bituniqué-nassascé (*Opegrapha*). Concernant la structure des discocarpes, il y a eu une évolution progressive des *Opegrapha* aux *Roccella*, ou peut-être l'évolution régressive inverse. D'après LETROUIT-GALINOÛ (1966) :

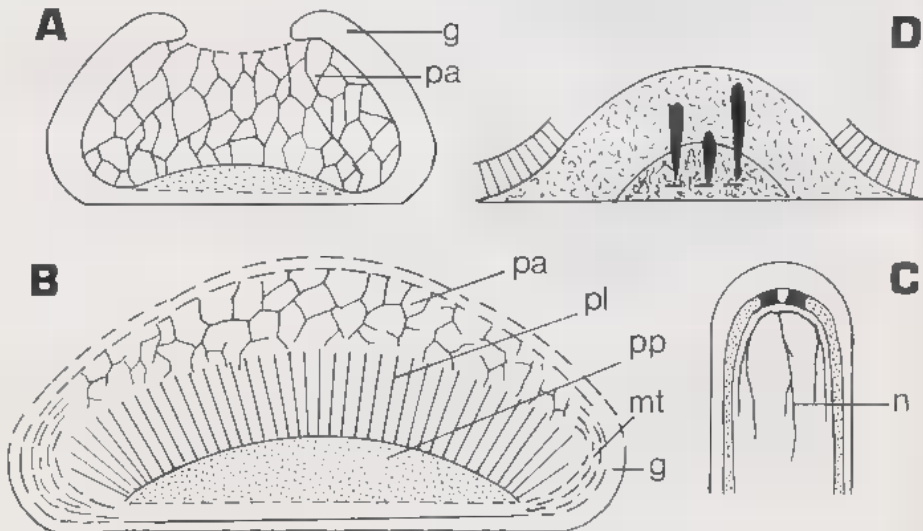


Fig. 11. — Anté-parathécies Opégraphiens (Opégraphales : Lichens). A. *Opegrapha viridis* (coupe transversale d'un discocarpe lirelliforme) : g, gynocarpe; pa, paraphysoïdes; B. *Roccella montagnei* (id.) : g, gynocarpe; pp, plancher périloculaire (= sous-hyménium); pa, paraphysoïdes; pl, paraphyses; mt, manchon parathécioïde; C. Asque bituniqué du *Roccella* : n, nasse apicale; D. *Arthothecium* : chez ce genre, réduction très poussée des discocarpes (asques bituniqués; les *Arthonia* ne sont pas des Opégraphales, et leurs discocarpes ne sont pas toujours pareillement simplifiés).

a) chez l'*Opegrapha viridis* (fig. 11, A), l'enveloppe gynocarpique est d'abord réduite à son tectum, très mince et fugace, mais pourvu de flancs au contraire épais. Ensuite se forme sa partie basale, portant le sous-hyménium. La périlocule

est réduite à celui-ci; le carpocentre est constitué par un réseau paraphysoïde; il ne se forme pas de paraphyses. D'autre part, le discocarpe est lirelliforme, c'est-à-dire allongé comme celui des Hystériacées (Pyrénomycètes), et souvent ramifié, avec une zone de croissance à chaque extrémité.

b) chez le *Roccella montagnei* (fig. 11, B), à discocarpes non lirelliformes, plus ou moins ronds, la structure est plus complexe. Le tectum du gynocarpe est mince, même sur les flancs; sa partie basale, au contraire épaisse, porte un sous-hyménium subdivisé en une couche primaire et une couche secondaire, celle-ci sans doute formée aux dépens de la base du réseau paraphysoïde carpo-central. Comme chez l'*Opegrapha*, la périlocule est réduite à ce sous-hyménium, mais de celui-ci naissent des paraphyses, et à partir des parties latérales du carpocentre se différencie un anneau parathécioïde, ce qui indique une **tendance évolutive vers le type parathécien**.

Si la structure des discocarpes des *Opegrapha* résulte d'une évolution régressive, on peut en rapprocher celle des *Arthothecium* (fig. 11, D) qui du fait d'une telle évolution est encore plus simple : gynocarpe constitué par le thalle, enveloppant un carpocentre réticulé, d'où sortent directement les asques.

Enfin, on peut se demander s'il y a lieu de séparer, comme nous le faisons ici, les Opégraphales des Graphidacées, qui seront examinées plus loin, avec les Lécanorales. L'apothécie des *Opegrapha* pourrait en effet être comparée à celle des *Graphis* au stade jeune; par rapport aux *Graphis*, les *Opegrapha* seraient alors *néoténiques*. Mais leurs asques sont du type bituniqué-nassascé, non unituniqué.

IV. — LES DISCOCARPES ANTÉ-PARATHÉCIENS NON LENTICULAIRES

N'était leur simplicité anatomique, les Opégraphiens pourraient être placés ici. Plus complexes, les vrais **Anté-parathéciens non lenticulaires** diffèrent des Lenticulaires par un moindre accroissement en diamètre, dû à l'absence d'une zone marginale de croissance bien différenciée. Cette croissance est cependant encore assez importante chez les «Sub-lenticulaires», tels que les *Patinella* et les *Heterosphaeria*. D'autre part, généralement plus évolués que les Lenticulaires, les Non-Lenticulaires peuvent être pseudo-stipités, sub-parathéciens, et soit prosenchymateux, soit para-plectenchymateux. Enfin, leurs asques sont du type unituniqué-annellascé (fig. 3, E), mais pas toujours pourvus d'un anneau amyloïde différencié. Exemples (d'après BELLEMERE, 1968) (fig. 12) :

a) Un **sub-lenticulaire non pseudo-stipité** : l'*Heterosphaeria patella*, des tiges mortes des Orties (fig. 12, A). Ébauche du discocarpe d'abord lenticulaire, mais ensuite non; carpocentre avec pilier axial, autour duquel la locule est annulaire, mais ce pilier disparaît très tôt; complexe paraphysoïde, puis paraphyse le remplaçant; manchon parathécioïde autour du sommet de la périlocule; asques à anneau amyloïde.

Le pilier axial du carpocentre et la locule annulaire rappellent les Microthyriacées du g. *Cycloschizon*, mais ce pilier est formé de paraphysoïdes agglomérées, au lieu d'appartenir à l'enveloppe gynocarpique. Il n'existe pas chez les *Patinella*.

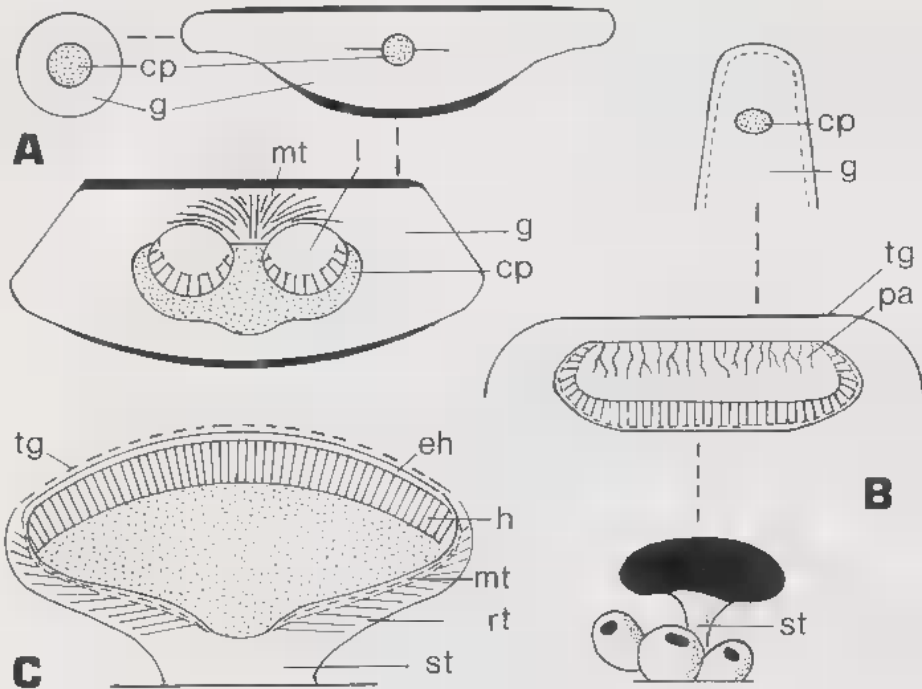


Fig. 12. — Anté-parathécieux non-lenticulaires (d'après BELLEMERE, 1968). A. *Heterosphaeria patella* : gynocarpe; stade pseudo-lenticulaire; passage au stade adulte; stade de la locule annulaire entourant un pilier carpocentral. B. *Bulgaria inquinans* : gynocarpe organisé à partie d'un lobe du stroma : stade jeune, avec tectum gynocarpique encore non ouvert, et restes des paraphysoïdes; discocarpes sub-adultes et adultes, avec déchissance du tectum et pseudo-stipe. C. *Durella macrospora*, sub-adulte, après disparition du tectum. g, gynocarpe, avec son tectum tg; cp, carpocentre, et sa locule l; pa, paraphysoïdes; h, hyménium; eh, épithécium, formé par le sommet de l'hyménium; mt et rt, manchon parathécioïde et son revêtement amphithécioïde; st, pseudo-stipe.

b) Un pseudo-stipité : le *Bulgaria inquinans* (fig. 12, B). Sous le carpocentre, la partie basale du gynocarpe se développe verticalement, de façon à constituer le pied du pseudo-stipe, et peut être comparé au «podium» du *Nemacyclus* (cf.

fig. 10, B). Plus exactement, les discocarpes de *Bulgaria* dérivent d'un stroma, générateur d'excroissances dont chacune devient le stipe d'un discocarpe (après s'être creusé de locules conidiogènes). Le sommet de cette excroissance forme un gynocarpe, dans lequel le carpocentre est paraphysoïde. Ensuite, les filaments paraphysoïdes se rompent près du plafond de la locule, où en subsistent des restes, sous la forme de filaments pendants, et ils sont remplacés par des paraphyses. Pas de manchon parathécioïde; asques à anneau apical amyloïde, sans nasse. La déhiscence du discocarpe résulte de la formation dans la partie tectale du gynocarpe, très amincie, d'un pore qui s'élargit.

c) Un sub-parathécien : le *Durella macrospora* (fig. 12, C). Gynocarpe également produit par un stroma, et à tectum aminci; carpocentre à réseau paraphysoïde, auquel s'ajoutent, ou que remplacent, des paraphyses, produites par une couche paraphysogène sur le plancher de la locule; en outre, formation d'un manchon parathécioïde autour de l'hyménium. Asques sans anneau.

Cette espèce est prosenchymateuse, ainsi que le *Bulgaria*; l'*Heterosphaeria* est au contraire para-plectenchymateux, et de même, par exemple, le *Dermea cerasi*, le *Pezizula frangulae*, les *Godronia* (= *Scleroderris*), etc.

Au sujet des formations parathécioïdes, qui caractérisent les discocarpes anté-parathéciens, on notera que :

1. Il en existe déjà chez certains Lenticulaires : *Rhytisma* et *Colpoma* (à moins que ce ne soit que des zones péri-hyméniales : v. plus haut). D'autre part, elles peuvent n'être qu'à peine développées : *Cenangium ferrugineum*, et elles sont une préfiguration du parathécium des Parathéciens;

2. Leur mode de formation n'est pas suffisamment clair : elles sont peut-être carpocentrales, développées à partir du bord du plancher carpocentral ou du sous-hyménium, ou peut-être d'origine gynocarpique, engendrées par la face interne de l'enveloppe gynocarpique (= du conceptacle), comme le dit BELLE-MERE;

3. Comme les formations parathéciales proprement dites, elles peuvent porter des paraphyses secondaires sur leur face interne et des hyphes amphithéciales sur leur face externe ou leur sommet, de sorte qu'entre formations parathécioïdes et formations parathéciales, il n'y a pas de limites précises : une formation parathécioïde avec paraphyses secondaires et hyphes amphithéciales peut être qualifiée de pro-parathécium;

4. Enfin, on peut se demander si les formations parathécioïdes ne sont pas plus ou moins homologues au manchon pleural des Pyrénolichens verrucariens (?).

Les pseudo-stipités diffèrent des stipités vrais parce que leur stipe (= pseudo-stipe) est d'origine stromatique ou gynocarpique, non carpocentrale.

V. — DISCOCARPES SUB-PARATHÉCIENS OU PARATHÉCIENS NON LENTICULAIRES

Après les Anté-parathéciens non lenticulaires, on arrive à d'autres Non-

lenticulaires qui sont, les uns **sub-parathéciens** : ils ont un manchon parathécioïde, les autres **parathéciens** : en plus de ce manchon ils ont un parathécium typique. Très nombreux et variés, ils peuvent être présentés en trois groupes :

a) les **Pézizéens inoperculés**, qui font directement suite aux Anté-parathéciens non lenticulaires;

b) les **Verrucariens**, périthécioïdes, et les **Lécanoriens**, à discocarpes typiques, qui sont lichénisants;

c) les **Ostropiens** à discocarpes atypiques, plus ou moins périthécioïdes, et les **Pézizéens operculés**, à discocarpes typiques, les uns et les autres à asques pourvus, du moins en principe, d'un tractus apical (comme ceux du *Leotia*).

A) PÉZIZÉENS INOPERCULÉS

Ils ont des discocarpes typiques (cf. fig. 1), généralement péziziformes, pourvus d'un manchon périthécioïde, complété ou non par un parathécium, et des asques unituniqués, généralement pourvus d'un anneau apical amyloïde, simple ou double, mais dépourvus d'un tractus apical. Ils sont nombreux et variés; leur nombre semble indiquer qu'ils constituent, dans l'ensemble des Discomycètes, un groupe évolué. On les ■ classés de diverses façons, tantôt d'après leur morphologie : sessiles, sub-stipités, stipités typiques, tantôt d'après la consistance de leurs discocarpes : non charnus et plus ou moins coriaces chez les moins évolués (Patellariacées), charnus et para-plectenchymateux chez les Hélotiacées, également charnus mais prosenchymateux chez les Mollisiacées, qui sont peut-être les plus évoluées. Ils ont été bien étudiés par BELLEMERE (1968) qui (comme nous l'avions fait nous-même en 1960) qualifie les formes stipités de discopodes de discopodiennes, mais il nous semble aujourd'hui que la notion de discopodes (*sensu* CORNER) ne s'applique en réalité qu'aux Géoglossales, *Baeomyces* et al., *Cladonia* et al. et *Leotia* (v. plus haut) ; les Pézizéens stipités ont un stipe, formé essentiellement aux dépens de la base du carpocentre (= de la médulle), que BELLEMERE nomme le podium de la médulle; ce stipe ne semble pas homologue à un discopode véritable.

Cela précisé, nous prendrons comme exemples (fig. 13 et 14) :

a) Parmi les espèces sessiles : le *Pezicula rubi* (fig. 13, A) à manchon parathécioïde garni d'un revêtement amphithécioïde, sans parathécium; - l'*Arachnopeziza aurantia*, para-plectenchymateux, au contraire complété par un parathécium, pourvu au sommet d'une couronne parathéciale (fig. 13, B). Cette couronne est la partie primordiale du parathécium, qui en dérive;

b) Parmi les espèces sub-stipitées (= à stipe très court, pouvant demeurer enterré) : le *Mollisia uda* (fig. 13, C), prosenchymateux, à manchon parathécioïde et parathécium pourvus d'un revêtement amphithécioïde, sans couronne parathéciale; - le *Pyrenopeziza escharodes* (fig. 13, D), prosenchymateux, à stipe à peine distinct, et à parathécium développé, au sommet, avec les paraphyses parathéciales, sous le tectum gynoçarpique du discocarpe encore jeune

(non épanoui) en un pendentif, qui plonge dans la cavité apothéciale; - le *Patellaria atrata* (fig. 13. E), qui diffère des autres Péziziéens inoperculés parce que, de par ses asques, c'est un bituniqué-nassascé. Malgré cela, son organisation est analogue à celle des autres Inoperculés : non charnu et noir, il a un parathécium; son stipe est extrêmement réduit;

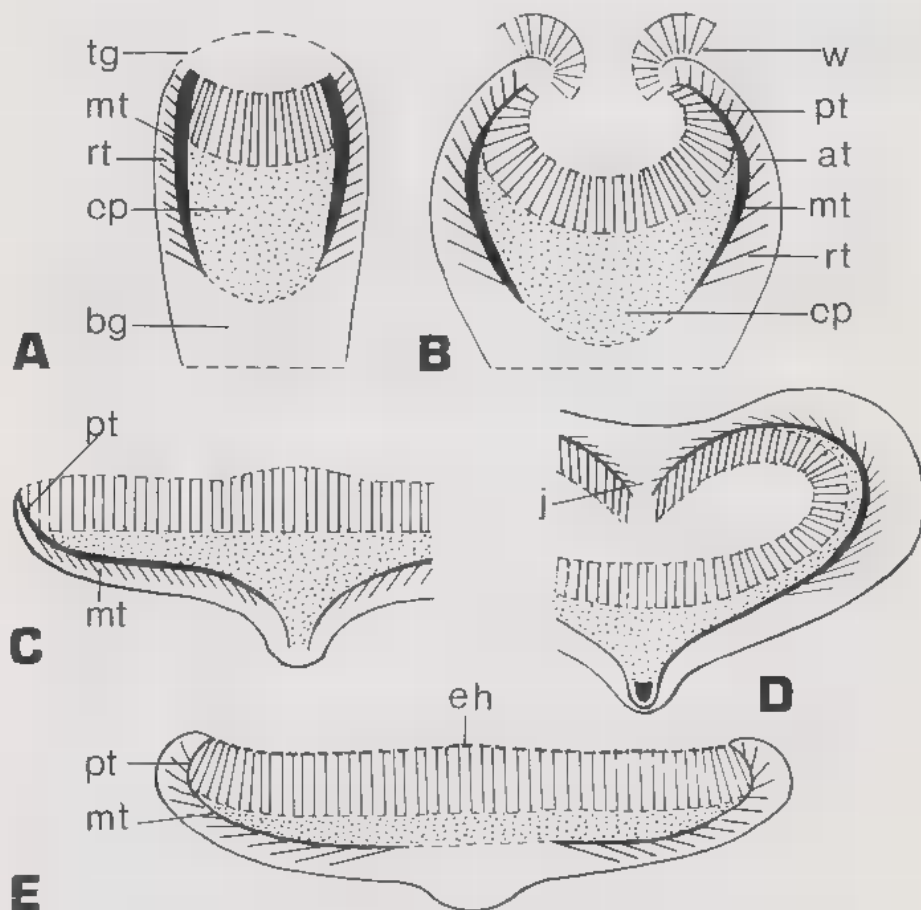


Fig. 13. — Discocarpes sub-parathéciens ou parathéciens non-lenticulaires des Péziziéens inoperculés sessiles ou sub-sessiles (croquis simplifiés, d'après les dessins de BELLEMERE).

A. *Pezicula rubi* : bg et tg, base et tectum de l'enveloppe gyncarpique (= du conceptacle; tectum disparu par dislocation); cp, carpocentre (= médulle); mt, manchon parathécioïde et rt, revêtement amphithécioïde (pas de parathécium ni d'amphithécium véritables); B. *Arachnopeziza aurantia* : id. mais il y a un parathécium (pt) avec amphithécium (at) et une couronne parathéciale (w); C. *Mollisia uda* : id., mais pas de couronne parathéciale; D. *Pyrenopeziza escharodes* : ascocarpe non épanoui, avec, sous le tectum gyncarpique, un pendentif (j) formé par le sommet du parathécium et de l'amphithécium; E. *Patellaria atrata* (bituniqué-nassascé): cf. C; eh, épithécium.

c) Parmi les espèces longuement stipitées : l'*Encœlia tiliacea* (fig. 14, B), dont le gynocarpe de chaque discocarpe se développe à partir d'un stroma (comme d'ailleurs celui d'autres espèces stipitées) et dont le parathécium et ses paraphyses forment, sous le tectum gynocarpique, avant l'éclosion, un pendentif (analogue à celui du *Pyrenopeziza escharodes*); - l'*Helotium calyculus* (fig. 14, A), le *Calycella citrina* et le *Cyathicula coronata* (fig. 14, C); - enfin, le *Dasyscyphus niveus* (et les autres espèces du même g.), dont l'appareil amphithécial forme, sur le discocarpe, un revêtement de poils septés (fig. 14, D). Ces espèces sont toutes des Hélotiacées, para-plectenchymateuses.

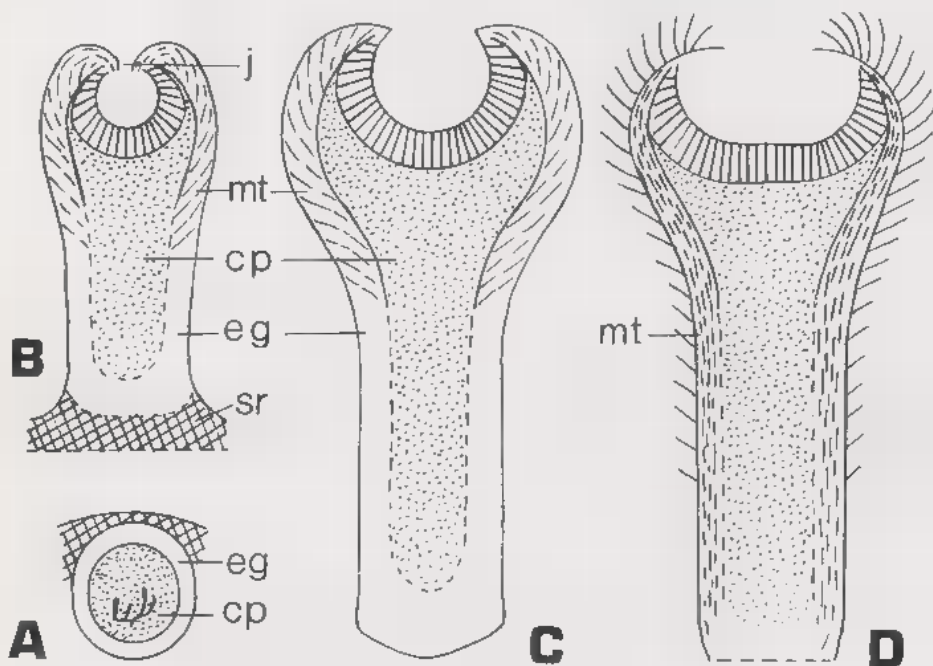


Fig. 14. — Discocarpes parathéciens non lenticulaires des Pézizéens longuement stipités (croquis simplifiés, d'après les dessins de BELLEMERE). A. *Helotium calyculus*, gynocarpe. Enveloppe (eg) (= conceptacle), carpocentre (cp) et appareil sporophytique; B. *Encœlia tiliacea*, stade jeune. Stroma générateur (sr), enveloppe gynocarpique (eg), carpocentre (= médulle) (cp); manchon parathécioïde (mt), parathécium et formations amphithéciales; pendentif (j); C. *Cyathicula coronata* : id., mais ni stroma générateur ni pendentif; D. *Dasyscyphus niveus* : manchon parathécioïde (mt) et parathécium épais; formation amphithéciale formée de poils septés.

Chez ces divers Inoperculés, le revêtement amphithécial comprend, selon BELLEMERE, un revêtement amphithécioïde, formé autour du manchon parathécioïde, par une différenciation du gynocarpe, et un amphithécium

véritable, développé sur le parathécium. Mais ces deux formations sont en continuité; l'une et l'autre portent des paraphyses secondaires.

Le stipe contient la partie basale du carpocentre (= son podium), dont la partie supérieure forme l'essentiel de la médulle. Sa partie carpocentrale est entourée par la partie inférieure du manchon parathécioïde, lequel se développe de haut en bas.

Il se peut que fondamentalement le discocarpe des Péziziens inoperculés ait été stipité. Dès lors, dans les espèces longuement stipitées, le stipe aurait subi une évolution « progressive », tandis que chez les sub-sessiles et sessiles une évolution « régressive » l'aurait rudimentarisé, puis supprimé. Comme à ses débuts, dans le gynocarpe, qui en est le « conceptacle », le futur discocarpe n'a pas ou presque pas de stipe, cette évolution « régressive » aurait été néoténique.

Enfin, étant bituniqués-nassascés, le *Patellaria atrata* et ses alliés posent un problème d'ordre systématique, non résolu. Appartiennent-ils à un phylum distinct de celui (ou ceux) des autres Péziziens inoperculés, mais ayant évolué parallèlement à ceux-ci? C'est le problème, non résolu, de la phylogénie des types d'asques qui est ici en jeu.

Chez cette espèce, comme d'ailleurs chez d'autres Inoperculés, l'hyménium est recouvert d'un épithécium, formé par le sommet des paraphyses.

B) VERRUCARIENS ET LÉCANORIENS

Les discocarpes verrucariens et lécanoriens sont ceux des Discolichens appartenant aux ordres des Verrucariales (sub-parathéciennes) et des Lécanorales (parathéciennes), qui de par leurs asques sont archaeascés ou bituniqués, sans tractus apical. Ces deux ordres sont morphologiquement bien différents, du fait d'évolutions divergentes, mais il y a cependant entre eux des analogies, indiquant sans doute une parenté.

1. Parmi les Verrucariens (= Verrucariales) se placent les g. *Verrucaria*, *Pyrenula*, *Porina*, *Arthopyrenia*, *Dermatocarpon*, etc., qui ne sont que sub-parathéciens (un manchon parathécioïde, d'ailleurs réduit, mais pas de parathécium) et dont les discocarpes sont périthécioïdes (de sorte que, classiquement, ce sont des Pyrénolichens).

Ces genres ont été étudiés par DOPPELBAUR (1959), puis JANEX-FAVRE (1970 et 1981). En utilisant surtout les données fournies par celle-ci, on peut décrire ainsi leurs discocarpes périthécioïdes (fig. 15) :

1) Gynocarpe en principe cylindrique et palissadique, contenant un carpocentre piriforme, à sommet plus ou moins pointu. Cette structure est typiquement réalisée chez le *Verrucaria controversa*, moins nettement chez les autres espèces.

2) Autour du carpocentre, enveloppe gynocarpique plus ou moins complètement réduite à sa partie tectale, formant le capuchon tectal du carpocentre. Cependant, la partie basale peut demeurer épaisse (*Dermatocarpon miniatum*),

et chez certaines espèces l'enveloppe gynocarpique fait défaut (*Verrucaria confluens*). Également chez certaines espèces, le capuchon tectal s'accroît latéralement, ce qui donne un « involucrellum » (particulièrement bien développé chez le *Verrucaria cazzae*).

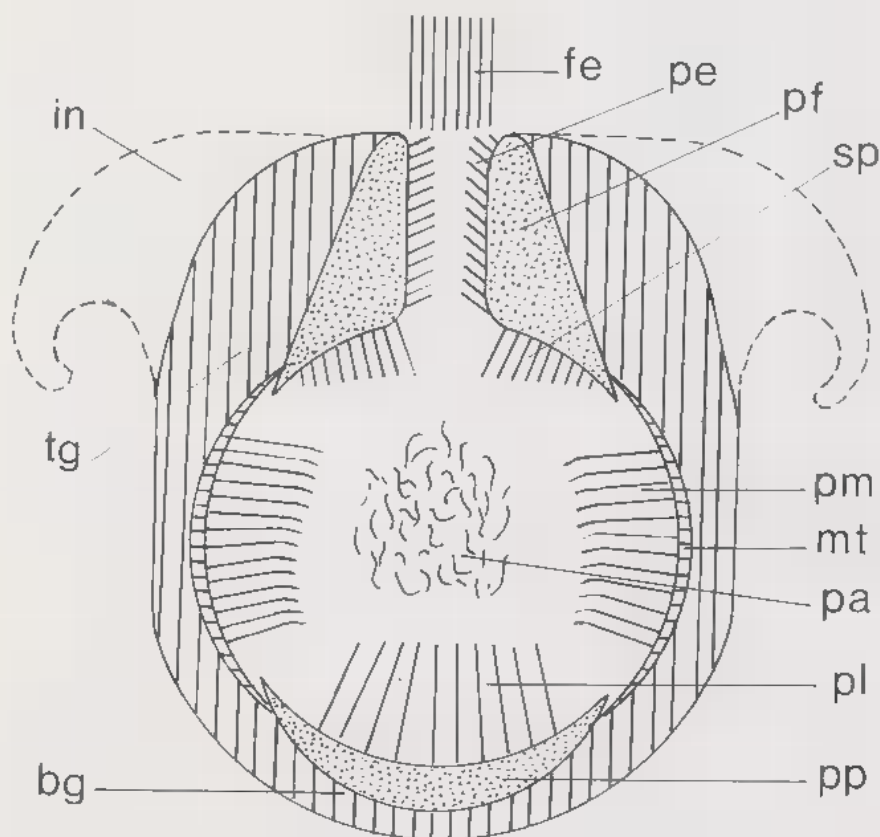


Fig. 15. — Lichens verrucariens : schéma théorique d'un ascocarpe périthécioïde. tg et bg, tectum et base du gynocarpe cylindrique et palissadique; in, involucrellum; pf, plafond conique de la périlocule, transformé en appareil ostiolaire; pe, périphyses; sp, pseudo-paraphyses; pp, plancher de la périlocule; pl, paraphyses; mt, manchon pleural parathécioïde; pm, paraphyses pleurales (= paraphyses parathéciales, ou paraphyses secondaires); fe, faisceau épical.

3) Carpo-centre pourvu d'une enveloppe périloculaire, dont le plafond forme le « cône carpo-central apical », et le plancher un « ménisque », en principe paraphysogène. Chez diverses espèces, le cône porte un faisceau vertical d'« hyphes

épacentrales». Ce faisceau est bien développé chez le *Porina byssophila*, où il est grossi de filaments d'origine gynocarpique; on le retrouve chez d'autres *Porina*, le *Pyrenula nitida*, le *Verrucaria cazzae*, l'*Arthopyrenia conoidea*, etc., où il prolonge la pointe du carpocentre. Dans tous les cas, il disparaît au cours du développement.

Entre le cône et le ménisque, le reste du carpocentre donne un complexe paraphysoïde.

4) Entre le carpocentre et l'enveloppe gynocarpique, différenciation d'un «manchon pleural parathécioïde». Il relie le cône au ménisque, avec lesquels il forme la paroi périthéciale, ou mieux «périthécioïde», que complète au sommet un appareil ostiolaire, avec ostiole et périphyces, dérivé du cône apical.

5) Dans la cavité de l'ascocarpe (= locule à asques), le cône peut produire des pseudo-paraphyses (pendantes) (*Verrucaria confluens*, *V. cazzae*) et le ménisque des paraphyses vraies (dressées) (*Porina byssophila*, autres *Porina*, *Arthopyrenia conoidea*, *Dermatocarpon miniatum*...) mais ces formations peuvent manquer. Entre les deux, chez le *Verrucaria controversa*, le manchon pleural parathécioïde émet des paraphyses pleurales, ou pleurophyces. Elles s'enfoncent horizontalement dans la cavité de l'ascocarpe, puis s'incurvent vers le bas; elles ont sans doute la valeur de paraphyses secondaires, ou paraphyses parathéciales.

6) Asques bituniqués-nassascés, mais la nasse apicale n'est pas toujours distincte.

Cela dit :

- le faisceau épical est peut-être (?) l'ébauche rudimentaire et abortive d'un **discopode**, témoignant d'une **origine phylogénétique discopodienne**, plus ou moins proche des Lichens du g. *Baeomyces* (voir fig. 5 et 16, A).

- de son côté, le gynocarpe peut indiquer (?) qu'à partir de ce stade ancestral il y a eu un **stade lenticulaire** de l'évolution (v. fig. 2). En effet, il est lenticulaire chez l'*Arthopyrenia submicans*, le *Pyrenula nitida*, et surtout le *Porina* sp. (de la Maboké) figuré par JANEX-FAVRE (fig. 16, B). D'autre part, sa structure **palissadique**, assez bien conservée chez le *Verrucaria controversa*, rappelle les plus archaïques des Ascomycètes (cf. *Dothiora*, fig. 9, B).

- enfin, la formation d'un **manchon pleural parathécioïde** permet d'attribuer à l'ascocarpe périthécioïde une structure **sub-parathécienne**, pouvant conduire à celle des Lécánorales, qui est typiquement parathécienne. A ce sujet : 1. la fig. 16, C suggère comment, du moins théoriquement, on pourrait passer du type sub-parathécien périthécioïde du *Pyrenula nitida* à un type parathécien; 2. la fig. 16, D montre comment, chez l'*Arthopyrenia conoidea*, le manchon pleural parathécioïde peut donner un **faisceau ogival**, qui coiffe le sommet du carpocentre, faisceau analogue à celui dont dérive le parathécium d'Operculés tels que l'*Anthracobia nitida*.

Ainsi, les Lichens Verrucariens suggèrent, par leur structure ontogénique, la possibilité d'une évolution partie d'un stade très archaïque et ayant conduit,

par l'intermédiaire de stades discopodiens et lenticulaires, à un stade proche de celui des discocarpes parathéciens, qui sont les plus évolués (et ainsi à celui des plus évolués des pyrénocarpes, à carpocentre arbusculo-glomérulaire).

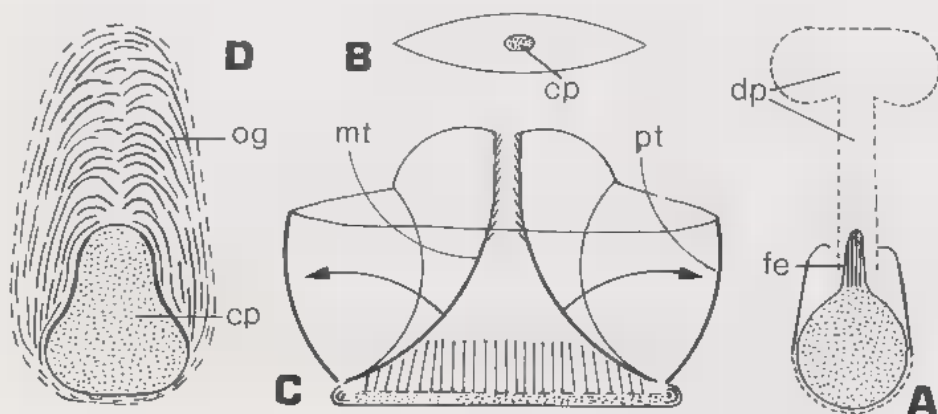


Fig. 16. — Lichens verrucariens (suite) : schémas comparatifs. A. Comparaison avec les Discopodiens : fe, faisceau épical, cf. dp, discopode; B. Comparaison avec les Lenticulaires : gynocarpe lenticulaire d'un *Porina*; cp, carpocentre; C. Comparaison avec les Lécanoriens : mt, manchon pleural paraphéioïde d'une *Verrucariale* (*Pyrenula nitida*) et paraphéio pt des Lécanorales; D. Comparaison avec les Péziziens operculés : og, faisceau paraphéioïde ogival de l'*Arthopyrenia conoidea* (schémas; cf. JANEX-FAVRE, 1970, fig. 54) à comparer à celui, par exemple, de l'*Anthracobia nitida* (cf. DELATTRE-DURAND et PARGUEY-LEDUC, 1979, fig. 12); cp, carpocentre.

2. Chez les Lécanoriens (= Lécanorales) au contraire des Verrucariens, les discocarpes sont parathéciens; de plus ils ne sont pas périthéioïdes. Parmi les Lichens, ce groupe est le plus important, tant par le nombre des espèces que par leur diversité. Cela peut être le résultat d'une longue évolution, qui toutefois a laissé subsister quelques caractères archaïques. Chez ces Discolichens, bien étudiés par LETROUIT-GALINOÛ (1966), on retrouve le schéma fondamental des discocarpes de la fig. 1 avec les variantes et particularités suivantes (fig. 17) :

1) Développement du gynocarpe, puis du discocarpe, à partir d'un «primordium» plus ou moins plexiforme (plexus d'hyphes), différencié dans le thalle du Lichen, soit avant l'appareil ascogonial (selon la règle), soit après (cas notamment des *Collema*, déjà étudiés par STAHL en 1877, et classiques). Ce second cas rappelle celui des Pyrénomycètes ascothéciens.

2) Importante croissance en diamètre de l'ébauche des discocarpes. Elle est surtout marginale, et due à l'activité d'une «péribase», qui encercle l'ébauche,

entre le tectum et la base de l'enveloppe gynocarpique, qui ne sont pas en continuité sur le pourtour de l'ébauche. Une croissance analogue, assurée par une sorte de péribase, existe déjà chez quelques Verrucariales (*Pyrenula nitida*, fig. 16, C). Elle peut rappeler celle des Lenticulaires (cf. fig. 2).

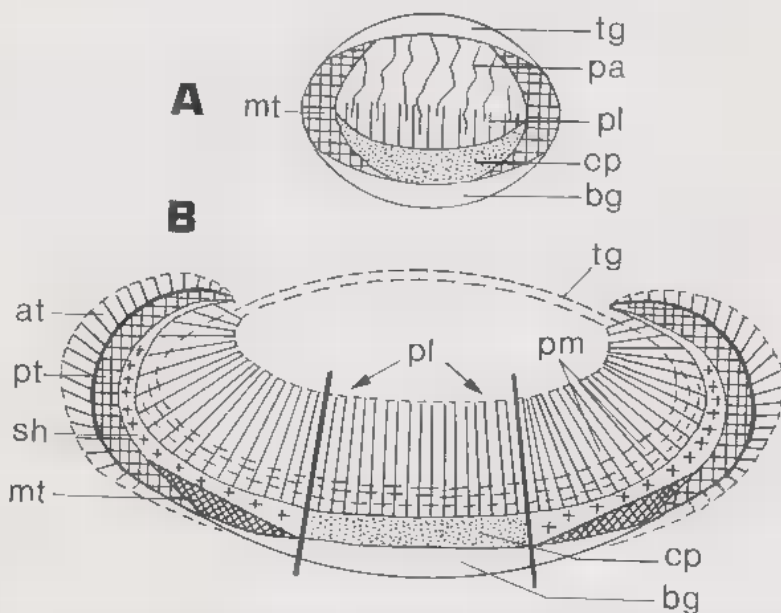


Fig. 17. — Lichens Lécano-riens : schéma théorique d'un discocarpe parathécien de Lécano-rale. A. Stade du gynocarpe (âgé) : tg et bg, tectum et base de l'enveloppe gynocarpique (= du conceptacle, incomplet sur les flancs); mt, manchon parathécioïde; cp, carpocentre (partie sous-hyméniale); pa et pl, paraphysoides et paraphyses. B. Stade sub-adulte (le tectum tg = disparu) : bg, base de l'enveloppe gynocarpique; mt, manchon parathécioïde; pt, parathécium, avec amphithécium at; cp, restes du carpocentre, portant les paraphyses primaires pl; sh, sous-hyménium d'origine parathécioïde et parathéciale, portant les paraphyses secondaires pm.

3) Parathécium développé probablement sur la péribase. Celle-ci, chez certaines espèces, comme le *Buellia canescens*, se transforme au préalable en un pro-parathécium, plus ou moins strictement comparable à un manchon parathécioïde.

4) Carpocentre paraphysoïde, formé d'hyphes en principe anastomosées en un réseau. Sa base donne un sous-hyménium paraphysogène, générateur des paraphyses primaires, dont l'ensemble constitue la partie primaire (= partie centrale) de l'hyménium. Autour de celle-ci, la partie secondaire est formée par les paraphyses parathéciales, nées de la face interne du parathécium. Sur

sa face externe, celui-ci se garnit d'un amphithécium.

5) Excipulum essentiellement constitué par le parathécium et l'amphithécium. Chez les Lécánoracées, sa marge, autour de l'hyménium, est soit de couleur claire : cas des discocarpes «lécanorins», soit de couleur sombre, semblable à celle de l'hyménium: cas des discocarpes «lécidéins».

6) Asques en principe du type archaeascé, mais il y a en réalité de nombreuses variantes, indiquant que le groupe des Lécánorales est complexe, et sans doute polyphylétique. Ainsi :

- les *Nephroma* sont bituniqués-nassascés;
- les *Pertusaria* ont à la fois un anneau amyloïde (complexe) et une nasse apicale;
- les *Collema* ont un anneau amyloïde (double) mais pas de nasse;
- dans les autres genres, la structure apicale comporte, ou non, la différenciation d'un anneau amyloïde dans le dôme apical ou son pendentif, et celle d'une nasse dans le sommet de l'épiplasme.

Cela dit :

a) Chez certaines espèces, telles que *Lecanora subfuscata* (cf. LETROUIT-GALINOU, 1966), il n'y a pas d'enveloppe gynocarpique : le primordium plexiforme donne seulement un carpocentre, qui ensuite s'entoure d'un parathécium;

b) Chez les *Trypethelium* (*T. virens*) et *Chiodecton* (*C. perplexum*) les discocarpes semblent se former dans des stromas, d'origine thalline, dont la vraie nature est toutefois incertaine;

c) Chez les *Pertusaria* (*P. pertusa*, étudié par LETROUIT-GALINOU) du primordium dérive un discocarpe primaire abortif, dans le carpocentre duquel se développent des discocarpes secondaires, réduit chacun à un carpocentre paraphysoïde réticulé, sans paraphyse, entouré d'un manchon parathécial, garni d'un amphithécium (fig. 18, A).

L'ensemble forme, sur le thalle, une «verruce apothéciale», qui, en réalité, est un complexe de discocarpes, et non un stroma thallin;

d) Du cas des *Pertusaria*, on a rapproché celui des *Cladonia* et de leurs alliés, dont les ascocarpes se forment sur les sommets des podétions, ramifiés ou infundibuliformes, engendrés par le thalle. De la sorte (cf. LETROUIT-GALINOU, 1966), chaque podétion du *C. floerkeana*, par exemple, serait un discocarpe primaire abortif, stipité, réduit à son stipe dont la structure rappelle celle des cladomes multiaxiaux (= pseudo-cladomes) des Algues, formés d'un faisceau de filaments axiaux entouré d'un cortex pleuridien (cf. CHADEFAUD, 1960 et 1975). Ce stipe cladomoïde, ramifié ou non, porterait sur chaque sommet un discocarpe secondaire, pourvu d'un parathécium et d'un amphithécium (cf. fig. 6, A).

On notera que cette interprétation s'oppose à celle, rapportée plus haut et plus classique, selon laquelle les *Cladonia* devraient plutôt être rapprochés des Discopodiens du g. *Baeomyces*. A l'appui de quoi on notera que la structure cladomoïde du podétion se retrouve dans le stipe des Discopodiens géoglossiens,

et que le péri-hyménium de ceux-ci, et des *Baeomyces*, peut être un équivalent, encore rudimentaire et typique, du parathécium des *Cladonia*.

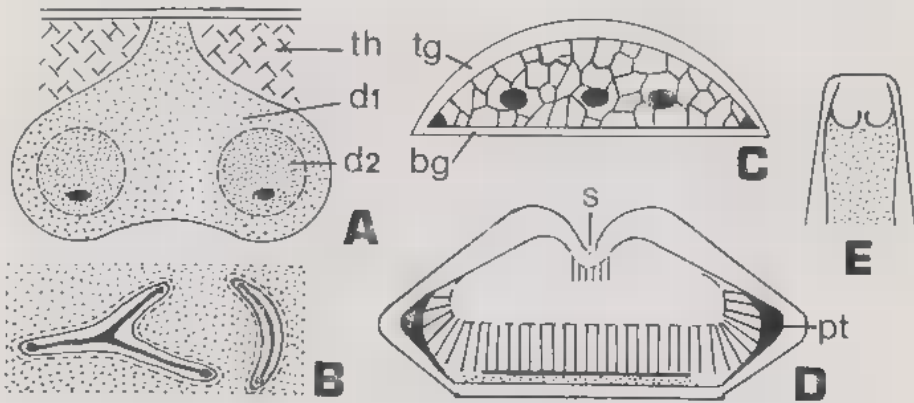


Fig. 18. — Discocarpes Lécanoriens (?) aberrants : *Pertusaria* et *Graphis*. A. *Pertusaria*, verrue apothéciale jeune, incluse dans le thalle th du Lichen : discocarpe primaire abortif (d1) contenant les carpocentres de discocarps secondaires (d2); B. Lirelles d'un *Graphis*, avec sillon de déhiscence et point végétatif à chaque extrémité, et rebord thallin; C. Coupe d'une lirelle jeune : tg et bg, tectum (épais) et base (mince), entourant un carpocentre paraphysoïde garni d'ascogones; D. Coupe d'une lirelle presque mûre : s, sillon de déhiscence; au-dessous, pendentif formé de paraphysoïdes; pt, parathécium, avec paraphyses parathéciales; E. Asques d'un *Graphis*, avec bouchon apical.

e) Enfin, les Graphidacées (g. *Graphis*), que nous avons distinguées des Opégraphacées (voir plus haut) ont par rapport aux Lécanorales typiques des caractères très particuliers, qui devraient peut-être les séparer de celles-ci. Ce sont :

- comme ascocarpes, des « lirelles » allongées, souvent ramifiées, rappelant celles des *Opegrapha* et aussi des Hypodermales à discocarps lirelliformes : *Colpoma*, *Hypoderma*, *Lophium*... L'activité de leur péribase se concentre dans leurs extrémités, ainsi occupées par un point végétatif (fig. 18, B);
- dans chaque lirelle, tectum gynocarpique épais, raccordé par ses bords à la base gynocarpique, au contraire très mince, et carpocentre entièrement paraphysoïde (fig. 18, C);
- autour du carpocentre, formation d'un parathécium, garni de paraphyses parathéciales, sans amphithécium. Déhiscence par une fente longitudinale (fig. 18, B) au fond d'un sillon de déhiscence (fig. 18, D). Après celle-ci, une seconde lirelle peut se développer dans la première, et ainsi de suite;
- asques sans anneaux ni nasse, à pendentif en forme de tore plus ou moins épais, ou même de bouchon apical, ce qui rappelle les Ostropiens (voir plus

loin) (fig. 18, E).

Nous avons déjà noté qu'ainsi organisées les Graphidacées sont bien plus évoluées que les *Opegrapha*, mais que peut-être ceux-ci en dérivent par une évolution régressive néoténique (?).

C) DISCOCARPES SUB-PARATHÉCIENS OU PARATHÉCIENS NON LENTICULAIRES, OSTROPIENS ET PÉZIZÉENS OPERCULÉS.

Ces Discomycètes, parmi lesquels se trouvent les plus évolués, diffèrent des précédents par leurs asques, dont l'appareil apical comporte un pendentif en forme de tore, auquel est suspendu, du moins en principe, un tractus apical. Cela les rapproche, d'une part des Discopodiens du g. *Leotia* (cf. fig. 5, D), d'autre part des Pyrénomycètes ascothéciens qui, tels par exemple diverses Xylariales (*Hypocopa*, *Rosellinia*, ...) ont aussi un tractus apical, de sorte qu'on peut se demander si Léotiens, Ostropiens, Pézizeens operculés et Pyrénomycètes ascothéciens ne forment pas, malgré leur disparité, un groupe phylogénétique unique, mais complexe, diversifié par des évolutions secondaires divergentes (cf. fig. 23).

Cela dit :

1) De même que dans l'ensemble Verrucariens-Lécanoriens les premiers sont sub-parathéciens et périthécioïdes, les autres parathéciens avec des disco-carpes typiques, les Ostropiens sont sub-parathéciens et avec tendance à devenir périthécioïdes (Clavicipitales) et les Pézizéens operculés parathéciens, à disco-carpes typiques;

2) Dans les asques, le pendentif toroïde est épais et forme un bouchon apical chez les Ostropiens, et aussi chez les Pézizéens operculés les moins évolués (Sarcoscyphales): chez les Operculés évolués il est réduit à un très mince cercle, souvent à peine distinct, entourant intérieurement le pourtour de l'opercule. Dans les deux cas, comme chez les *Leotia*, mais contrairement à ce qui s'observe chez les Pyrénomycètes ascothéciens, il n'y a pas différenciation d'un anneau amyloïde ou chitinoïde dans le dôme apical ou le pendentif;

3) Le tractus apical, déjà sommairement figuré par BULLER (1934) a été étudié en microscopie optique par CHADEFAUD (1942 et 1960) chez divers Disco- et Pyrénomycètes, puis en électronique par PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE (1979, 1980) chez les Pyrénomycètes *Coniochaeta ligniaria* et *Diatrypella quercina* (fig. 19, A). C'est un tube à paroi membraneuse très mince, garnie de fibrilles longitudinales, qui paraît être une dépendance du plasmalemme de l'épipleme. Vers le haut, il s'élargit en un entonnoir, fixé par ses bords au pendentif de l'appareil apical, sur lequel il est en continuité avec le plasmalemme. Cet entonnoir peut contenir une inclusion globuleuse; chez le *Diatrypella*, il est rempli par une substance opaque aux électrons. Vers le bas, le tractus s'évase et coiffe la plus élevée des ascospores; peut-être (?) se prolonge-t-il en un sac enveloppant la totalité de celles-ci. Toutefois, chez

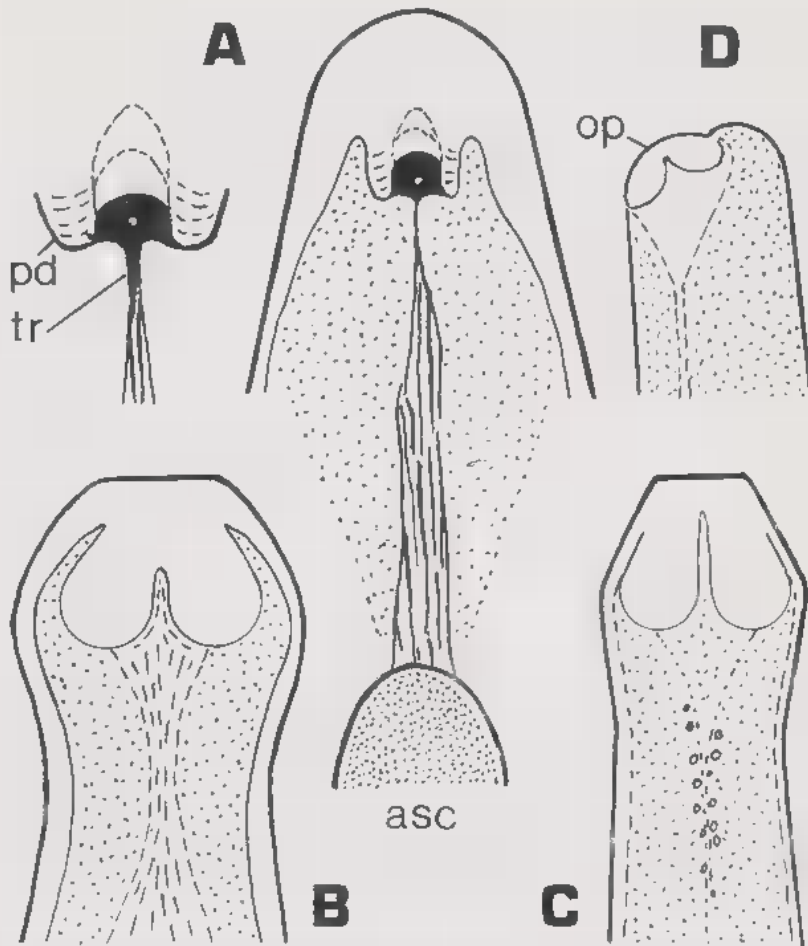


Fig. 19. — Le tractus apical des asques des Ostropiens et des Péziziens operculés. A. *Diatrypella quercina* (Pyrénomycète) d'après une photo électronique de PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE (1980). A gauche, détail plus grossi : pendentif (pd) sans anneau; sommet du tractus (tr) rattaché au plasmalemme sur le pendentif, avec contenu opaque aux électrons et globule sphérique; ascospore (asc). B. *Ostropa cinerea* (Ostropale), en microscopie photonique : bouchon apical et tractus. C. *Cordyceps ophioglossoides* (Clavicipitale), id. D. *Cookeina tricholoma* (Sarcoscyphale tropicale), id. avec opercule (op); Voir aussi, fig. 3, C, D, E (Ostropale, Pézizale, Pyrénomycète ascotchicien), et fig. 5, D (*Leotia*).

le *Leotia*, au lieu de s'évaser, il se prolonge sous la forme d'un filament tout le long des huit ascospores (fig. 5, D). Il disparaît quand l'asque mûrit. Son rôle est inconnu. Appartenant au plasmalemme du sommet de l'asque, comme

la nasse apicale des Bituniqués-Nassascés, il est peut-être plus ou moins l'homologue de celle-ci (?). Son rôle est inconnu.

1. Les **Ostropiens** sont des Ostropales (g. *Stictis*, *Schizoxylon*, *Ostropa*, etc.) et les Clavicipitales (g. *Claviceps*, *Cordyceps*, *Epichloe*, etc.), ordres généralement rangés parmi les Pyrénomycètes, à cause de leurs discocarpes périthécioïdes. On peut aussi en rapprocher les Lichens du g. *Thelotrema*.

Leurs ascocarpes sont difficiles à interpréter. Nous proposons l'interprétation suivante (d'ailleurs discutable) :

a) Chez les **Ostropales** (fig. 20), étudiées par BELLEMERE (1968) :

- l'enveloppe gynocarpique, d'abord close, s'ouvre au sommet à maturité;
- sous cette enveloppe, une enveloppe parathécioïde entoure les flancs du carpocentre et sa base;

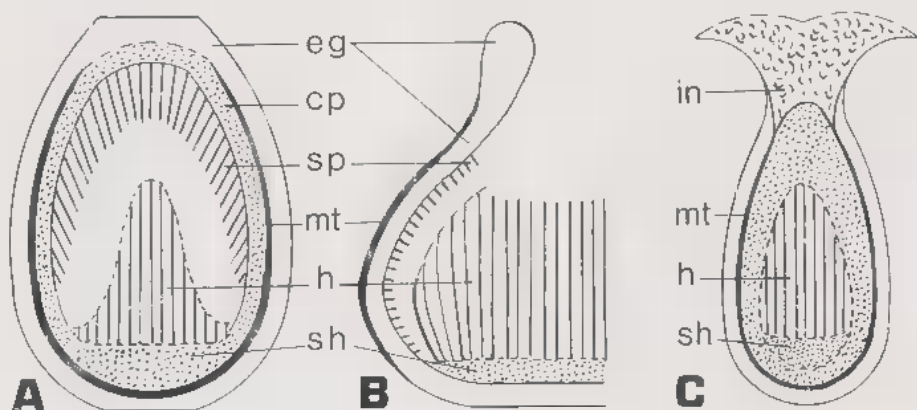


Fig. 20. — Ostropales. A. Ascocarpe encore clos (schéma : cf. *Stictis*) : eg, enveloppe gynocarpique; mt, manchon parathécioïde; cp, carpocentre; sp, pseudo-paraphyses; sh, sous-hyménium; h, hyménium sans paraphyses. B. *Stictis radiata*; ascocarpe ouvert. L'enveloppe eg ■ disparu (d'après BELLEMERE). C. *Ostropa barbara*, id., avec involucre in.

- le carpocentre est pourvu d'une périlocule, dont les flancs et le sommet produisent des pseudo-paraphyses, et dont la base se garnit d'un sous-hyménium non paraphysogène;
- l'hyménium, sans paraphyses, est d'abord conique, parce que les asques du centre se développent les premiers et sont alors plus longs que ceux de la périphérie.

Une telle structure, comportant une enveloppe parathécioïde, mais pas de parathécium, est sub-parathécienne, non parathécienne. L'enveloppe parathécioïde est disposée comme celle des Pézizéens inoperculés : cf. fig. 13, et notamment le *Pezizula rubi*.

Les asques ont un bouchon apical et parfois un tractus apical (fig. 19, B). Les ascospores sont filamenteuses.

Chez le *Schizoxylon berkeleyanum*, selon BELLEMERE, l'enveloppe parathécioïde paraît double. Peut-être y a-t-il une enveloppe externe purement pleurale, qui seule serait parathécioïde, et une enveloppe interne qui, au contraire, différenciée même sous le carpocentre, serait déjà parathéciale, mais cela est discutable.

Chez l'*Ostropa barbara* (fig. 20, C) le sommet (ouvert) de l'enveloppe gynocarpique ou de l'enveloppe parathécioïde (?) se garnit sur ses bords d'une « couronne involucrelle », qui devient le « chapeau » du discocarpe, et est peut-être l'homologue d'une couronne parathéciale (?). Chez cette espèce et le *Schizoxylon* il y aurait donc peut-être la manifestation d'une tendance évolutive vers le stade parathécien.

Dans tous les cas, le jeune discocarpe croît d'abord en hauteur, ensuite en diamètre, mais cela sans l'intervention d'une zone de croissance différenciée, comparable à la péribase des Lécanorales.

Chez le *Stictis* et l'*Ostropa*, l'enveloppe gynocarpique s'amincit, puis disparaît (fig. 20, B et C).

b) Chez les *Clavicipitales* (fig. 21), dont les asques et les ascospores (fig. 21, A), sont semblables à ceux des Ostropales (fig. 19, C), et qui sont en réalité des Ostropales à discocarpes tout à fait périthécioïdes, non de vrais Pyrénomycètes, on retrouve, mais quelque peu simplifiées, les mêmes formations, c'est-à-dire, selon les dessins de DOGUET (1960) : une enveloppe gynocarpique, une enveloppe parathécioïde, un sous-hyménium non paraphysogène et un hyménium sans paraphyses, d'abord conique. L'enveloppe parathécioïde ne s'étend pas sous le carpocentre (= le sous-hyménium) et elle porte une « couronne involucrelle ».

c) Le Lichen *Thelotrema lepadinum* (fig. 21, B) souvent rapproché des Graphidacées, est peut-être apparenté aux Ostropales, car d'après les dessins de LETROUIT-GALINOU (1966), on peut retrouver dans ses discocarpes une enveloppe gynocarpique, mais réduite à sa partie basale, une enveloppe parathécioïde au contraire sans partie basale, garnie intérieurement de « périphyses » qui peuvent être des pseudo-paraphyses et d'un hyménium d'abord conique, formé d'asques à bouchon apical. Mais la partie basale de l'enveloppe gynocarpique contient une zone de croissance annulaire, sorte de péribase (cf. Lécanorales) qui assure le développement en diamètre du discocarpe, et les ascospores sont fusiformes, non filamenteuses.

Ainsi organisés, les ascocarpes de ce Lichen sont assez nettement périthécioïdes, ce qui rappelle les *Clavicipitales*.

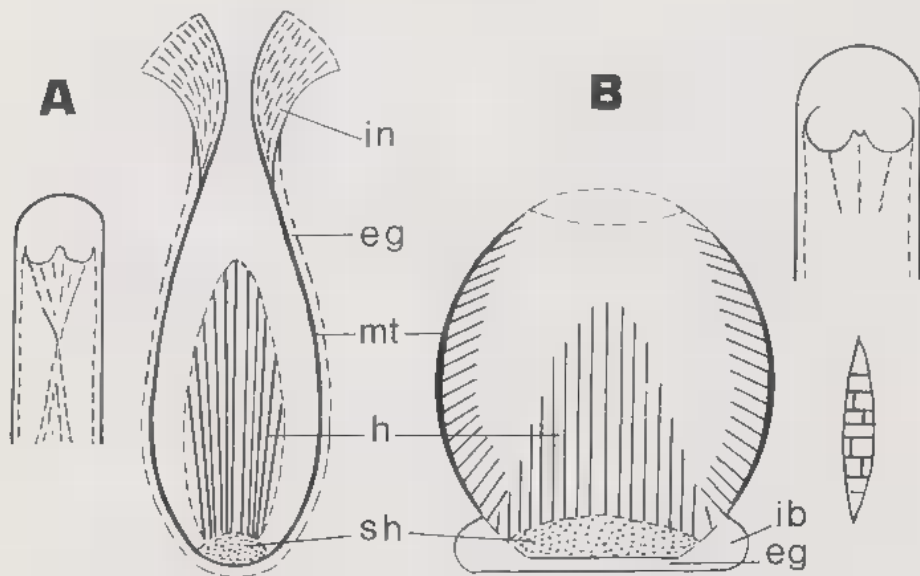


Fig. 21. — Clavicipitales et *Thelotrema*. A. *Epichloë typhina* (Clavicipitale), ascocarpe adulte; eg, enveloppe gynocarpique; mt, manchon parathécioïde; sh, sous-hyménium; h, hyménium sans paraphyses; in, involucre. A côté, asque d'un *Cordyceps*. B. *Thelotrema lepadinum* (Lichen), ascocarpe adulte; eg, enveloppe gynocarpique, réduite à sa base, avec péribase ib; mt, manchon parathécioïde; sh, sous-hyménium; h, hyménium; à côté, asque et ascospore.

Des asques à bouchon apical et spores filamenteuses se retrouvent chez les *Vibrissea* qui sont des Discopodiens stipités-clavulés, à la façon des *Leotia*. Avec ces derniers, peut-être sont-ils eux aussi apparentés aux Ostropales, comme peuvent l'être les *Spathularia*, *Cudonia* et *Geoglossum* aux Hypodermales (?).

2. Les **Pézizéens operculés** sont considérés comme les plus « parfaits » des Discomycètes (ce qui, du point de vue biologique, a peu de sens) parce que parmi eux se trouvent les plus grandes et les plus belles espèces (Helvelles et Morilles), ainsi que les Truffes (Tubérales).

Leurs ascocarpes ont été probablement d'abord cupulés-stipités avec stipe plus ou moins long. A partir de là, chez la plupart des espèces, et notamment les plus petites, qui sont les plus nombreuses, une évolution régressive a progressivement supprimé le stipe, et transformé la cupule en une apothécie lenticulée, plus ou moins complètement sessile. Cette évolution a été poussée à l'extrême chez les classiques *Pyronema*, dont l'apothécie lenticulée n'a plus qu'une marge rudimentaire, qui disparaît à l'état adulte. Finalement, chez

*Ascocorticium albidum**, qui malgré sa simplicité n'est pas un Ascomycète primitif, l'apothécie s'est pratiquement réduite à un sous-hyménium formé d'hyphes, portant d'abord des paraphyses, ensuite une couche d'asques dont le développement fait disparaître les paraphyses.

Chez les autres espèces, de plus grande taille, le stipe ■ au contraire été conservé, mais au sommet la cupule s'est le plus souvent transformée en un chapeau (cas des *Verpa* et *Helvella*), puis en une tête globuleuse, garnie d'un réseau de plis (cas des Morilles et Morillons : g. *Morchella* et *Mitrophora*, sur lesquels les plis sont stériles).

Chez les Truffes (Tubérales), l'ascocarpe hypogé est une cupule presque close (orifice très réduit) remplie par les replis de l'hyménium, dont l'ensemble forme une «glèbe» fertile, contenant les asques. Ces Champignons dérivent probablement d'espèces cupuliformes typiques, aériennes, à orifice large et hyménium lisse : les *Galactinia* ou les *Lachnea* (cf. MALENÇON, 1938), et l'on observe chez eux l'évolution suivante :

1) orifice seulement rétréci; hyménium encore lisse : *Genea hispidula*, *Hydnocystis arenaria*; 2) hyménium plissé, à plis encore simples : *Pachyphloeus melanoxanthus*, *Stephensia bombycina*; 3) hyménium à plis ramifiés ou contournés, dans une cavité apothéciale encore reconnaissable : *Genea sphaerica*, *Pachyphloeus luteus*, *Tuber rufum*; 4) plis ramifiés et contournés, formant une glèbe compacte, dans laquelle ils sont représentés par des veines fertiles sombres, entre lesquelles la cavité apothéciale est réduite à des veines claires, contenant des bulles d'air (d'où leur couleur) : *Tuber nitidum*, *T. mesentericum*, *T. melanosporum*... Chez les *T. mesentericum* et *melanosporum*, l'enveloppe de l'apothécie (= péricidium = excipulum) se réduit à un simple «voile» prosenchymateux caduc, qui disparaît très tôt, et il y a de multiples orifices : à l'orifice primaire s'ajoutent des orifices secondaires; les uns et les autres sont très petits.

L'organisation des ascocarpes des Operculés et leur ontogénie n'ont pas encore été suffisamment étudiées. Cependant, l'ontogénie de l'*Anthracobia nitida*, petite espèce cupulée-sessile, étudiée par DELATTRE-DURAND et PARGUEY-LEDUC (1979), permet de retrouver dans ces ascocarpes l'équivalent, semble-t-il, des mêmes formations que dans ceux des autres groupes parathéciens. D'après les dessins de ces auteurs, en effet (fig. 22) :

1) Au plus jeune des stades connus, une enveloppe gynocarpique contient un carpocentre et un filament ascogonial. Celui-ci est épais et vermiforme (scolécoïde, cf. *Ascobolus*); le carpocentre se compose d'une petite masse basale, portant le filament ascogonial, et de la doublure interne de l'enveloppe entourant celui-ci (fig. 22, A).

2) Plus tard, la cellule fertile du filament ascogonial engendre les filaments sporophytiques (pro-sporophyte); la partie basale du carpocentre devient un

* En réalité, bien que rangée autrefois dans le g. *Ascodesmis*, cette espèce n'est probablement pas dérivée d'une Pézize operculée.

ménisque sous-ascogonial : le reste se transforme en un tissu nourricier, entourant le sporophyte (fig. 22, B).

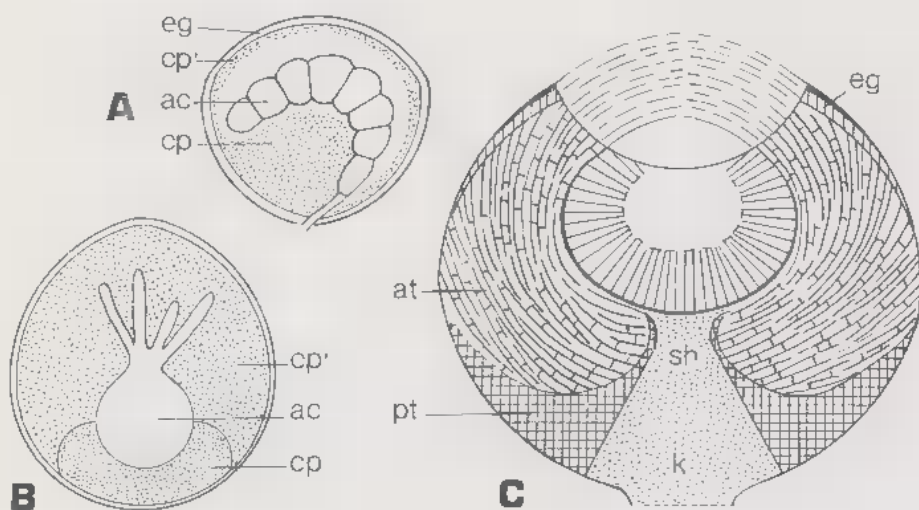


Fig. 22. — *Anthracobia nitida*. A. Premier stade; eg, enveloppe gynocarpique; cp et cp', partie basale et partie supérieure du carpocentre; ac, filament ascogonial; B. Second stade : l'appareil ascogonial (ac) engendre l'appareil sporophytique; la partie basale du carpocentre (cp) devient un ménisque sous-ascogonial (= sous-hyménial); sa partie supérieure (cp') forme un tissu nourricier (fugace); C. Stade sub-adulte : eg, restes de l'enveloppe gynocarpique; sh et k, sous-hyménium et podium; pt, parathécium; at, amphithécium (= appareil ogival).

(Schémas d'après les dessins de DELATTRE-DURAND et PARGUEY-LEDUC, 1979).

3) Plus tard encore, du ménisque sous-ascogonial dérivent une masse sous-hyméniale et son podium; autour se développe un parathécium porteur de filaments amphithéciaux. Ceux-ci, très nombreux, forment un appareil ogival (cf. *Arthopyrenia conoidea*, fig. 16, D) qui enveloppe la cavité apothéciale et l'hyménium. La résorption du sommet de cet appareil assure la déhiscence de l'ascocarpe (fig. 22, C).

On retrouve donc une enveloppe gynocarpique, un carpocentre, un parathécium et un amphithécium. Toutefois, la formation (pt) assimilée ici à un parathécium pourrait n'être qu'un anneau parathécioïde, sur lequel la formation ogivale (at) serait l'équivalent d'une simple couronne parathéciale.

D'autre part, la doublure (cp') de l'enveloppe gynocarpique est en réalité formée de «filaments recouvrants», nés du pied du filament ascogonial, et de tels filaments, qu'on retrouve, par exemple, chez les *Pyronema* et les *Ascobolus*, sont comparables à ceux qui constituent l'ascothécie des Pyrénomycètes ascothéciens. On arrive ainsi à modifier l'interprétation de l'ascocarpe de l'*Anthracoïbia* de la façon suivante (fig. 23) :

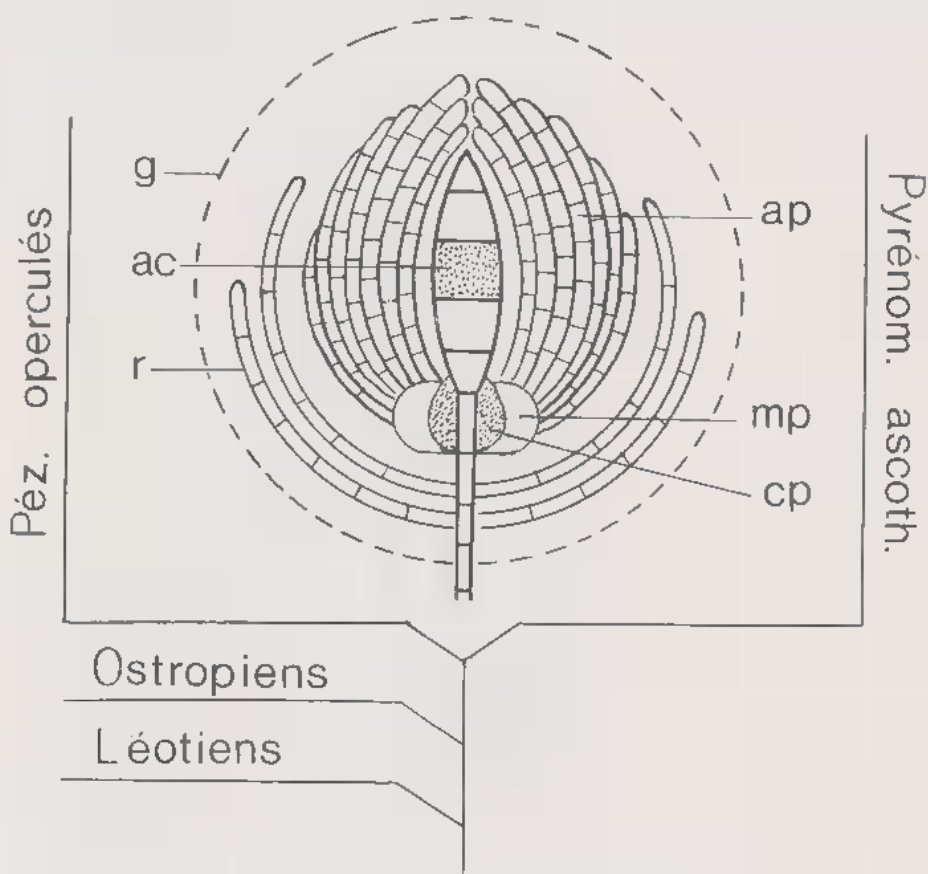


Fig. 23. — L'ascocarpe de *Anthracoïbia nitida* (schéma) et le groupe phylogénétique (?) des Ascomycètes à tractus apical. g, gynocarpe; r, filaments recouvrants; cp, carpocentre; ap, appareil parathécial ogival; mp, manchon parathécial; ac, ascogone.

A l'intérieur d'un gynocarpe (*g*), un filament ascogonial (*lato sensu*) porte successivement, de bas en haut : 1. des filaments recouvrants (*r*) qui contribuent à la formation de la paroi de l'ascocarpe; 2. les filaments, non pas simplement d'un carpocentre (*cp*), mais en outre d'un manchon parathécioïde (*mp*), sur lequel se développent les filaments d'un appareil amphithécioïde (*ap*), qui constitue l'appareil ogival; 3. enfin, en position terminale, l'ascogone proprement dit (*ac*), celui-ci porté par le carpocentre.

Selon cette interprétation, l'évolution qui a conduit aux Pézizéens operculés aurait comporté une extrême réduction du carpocentre au profit de l'appareil parathécioïde (ou parathécial, *mp* + *ap*) avec transformation de l'appareil amphithécioïde (ou amphithécial, *ap*) en un appareil ogival. Cela conduit à un schéma qui, approximativement, est celui des Pyrénomycètes ascothéciens, lesquels peuvent donc être apparentés aux Pézizéens operculés (fig. 23), ainsi que l'indiquent leurs asques, parfois pourvus d'un tractus apical.

Cette question sera reprise dans la troisième partie de ce mémoire, après l'étude de ces Pyrénomycètes.

Chez les formes stipitées, moins réduites que l'*Anthracobia*, c'est sans doute de l'appareil ogival que dérive la partie principale de l'apothécie (schéma, fig. 24).

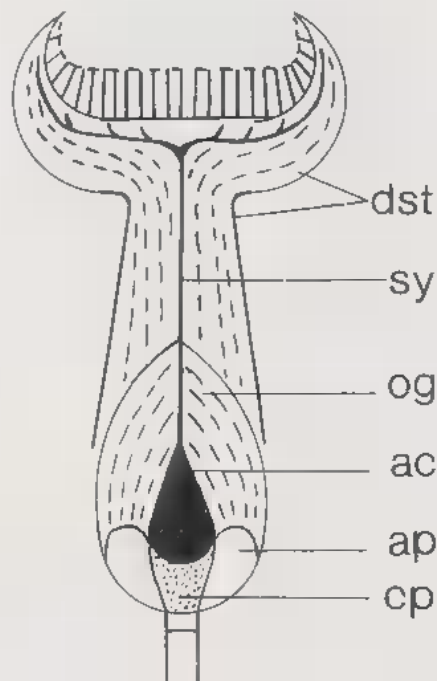


Fig. 24. — Origine possible du discocarpe des Pézizéens stipités. *cp*, carpocentre; *ap*, appareil parathécioïde (ou parathécial); *og*, formation ogivale; *dst*, discocarpe (apothécie) stipité; *ac*, appareil ascogonial; *sy*, appareil sporophytique.